

L'origine dinosaurienne des oiseaux et de l'endothermie avienne : les arguments histologiques

Armand de Ricqlès

*Chaire de Biologie historique et Évolutionnisme, Collège de France
UMR 85 70 CNRS/MNHN/Paris-7/ Collège de France**

(Reçu le 14 novembre 1999 ; révisé le 26 novembre 1999 ; accepté le 29 novembre 1999)

Résumé — L'hypothèse d'un lien phylogénétique direct entre dinosaures et oiseaux, proposée par Huxley dès les années dix huit cent soixante dix et fermement défendue par Ostrom un siècle plus tard, semble à présent admise par la plupart des spécialistes, notamment à la suite des découvertes récentes et spectaculaires de « dinosaures emplumés » provenant de Chine et d'ailleurs. Dans une perspective historique, on constate que la prise en compte de ce point de vue ne s'est progressivement imposée que dans le cadre plus général d'un profond changement méthodologique qui est intervenu depuis trente ans en biologie comparative (systématique incluse). Pour notre propos, ce changement de paradigme peut se résumer ainsi : on est passé de considérations fonctionnelles dans lesquelles le problème de l'origine des oiseaux était inextricablement confondu avec celui de l'origine du vol à une simple réflexion sur l'identité du « groupe-frère » des oiseaux. C'est dans le cadre de ce changement général de paradigme que de premières hypothèses apparurent, à la fin des années soixante et au début des années soixante-dix, concernant les relations possibles entre le problème du lien phylogénétique dinosaures-oiseaux, d'une part, et les structures des tissus osseux de ces organismes, d'autre part. Les premières réflexions à ce sujet provenaient de critères histologiques suggérant que les dinosaures auraient déjà possédé une sorte d'endothermie qui aurait pu être héritée par les premiers oiseaux et ensuite perfectionnée par eux. Ainsi, les premières idées sur un lien phylogénétique étroit entre dinosaures et oiseaux recoupèrent-elles les études histologiques sur la base de l'hypothèse d'une endothermie commune à ces deux groupes. Cependant, des travaux récents comprenant les premières études histologiques d'oiseaux du mésozoïque ont rendu suspecte l'hypothèse d'une endothermie complète chez les oiseaux primitifs, et par implication chez leurs ancêtres dinosauriens présumés. Dans le cadre assumé d'une phylogénie « Ostromienne », nous maintenons ici qu'aucune caractéristique de l'histologie

* Correspondance et tirés à part.

Équipe « Formations squelettiques », Case 70 77, université Paris-7, 2 place Jussieu, 75251 Paris cedex 05, France

osseuse ne s'oppose vraiment à ce que les premiers oiseaux et leurs ancêtres directs parmi les dinosauriens aient déjà atteint un niveau d'intégration physiologique essentiellement endotherme. Nous discutons en détail la signification des indices histologiques de « croissance cyclique » dans ce contexte. Les particularités de la croissance chez les oiseaux primitifs, telles qu'actuellement connues, pourraient constituer l'expression sur l'histologie osseuse de changements de taille et de séquence de développement (hétérochronies). Ces changements furent sans doute associés à la phase cruciale de la transition évolutive dinosaures non aviens / oiseaux mais aussi à diverses spécialisations plus tardives dans certaines lignées aviennes du Crétacé. © 2000 Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

Dinosaures / oiseaux / endothermie / histologie osseuse / lignes d'arrêt de croissance / méthodologie phylogénétique

Abstract — On the Dinosaurian origin of birds and of their endothermy : the histological arguments. The hypothesis of a direct phylogenetic link between (non avian) dinosaurs and birds, already proposed by Huxley in the nineteenth century, and strongly supported by Ostrom since the nineteen-seventies has been definitely vindicated, to most specialist's satisfaction, by recent paleontological discoveries in China and elsewhere. Historically, those developments took place within the framework of a spectacular methodological change in comparative/evolutionary biology (systematics included), namely the shift from process-oriented explanatory functional scenarios to patterns-oriented phylogenetic analyses. For our purposes, the change in paradigm may be summarised as such: emphasis shifted from considerations of bird origin that were conflated with the origin of bird flight to the simple question of the identity of the immediate sister-group of birds. Within this changing intellectual context, the first connections between issues in comparative bone histology, on the one hand, and phylogenetic problems of bird/dinosaur relationships, on the other hand, were put forward in the late sixties and early seventies. Early ideas were based on rather indirect but independent evidences from bone histology, suggesting some kind of early dinosaurian endothermy, which could have been inherited by early birds and later built upon by more recent ones. Hence, early ideas about bird/dinosaur close phylogenetic relationships met histological evidences on the basis of a putative common endothermic regime. Reciprocally, independent morphological evidence for close bird/dinosaur phylogenetic relationships have been sometimes used to strengthen the histological case for dinosaurian endothermy itself, a clearly circular argument. Later studies, including the first histological examinations of Mesozoic birds, have suggested caution about the histological arguments of an advanced (fully endothermic) physiology among early birds and (by implication) among their immediate dinosaurian forbears. Assuming an 'Ostromian' phylogeny, we contend here that no known bone histological characters really prevent early birds and closely related non-avian dinosaurs to have already reached an essentially endothermic level of physiological integration. We discuss the significance of bone 'growth rings' in that context. Peculiarities of early bird growth patterns, as currently known, may express the pervasive influences of shifts in body size and ontogenic timing (heterochronies) on skeletal histology. Those changes were probably linked to the acme of the transition and/or to later specialisation in some early bird lineages. © 2000 Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

Dinosaurs / birds / endothermy / bone histology / lines of arrested growth / phylogenetics

I. INTRODUCTION

Le problème de l'origine des oiseaux, c'est-à-dire de leur enracinement au sein des reptiles au sens traditionnel est un « classique » de la paléontologie évolutionniste (Huxley 1868, 1870, Heilmann 1926, de Beer 1954, voir l'historique de Witmer 1991). Les oiseaux sont compris comme des vertébrés fondamentalement adaptés au vol et comme le vol implique pour tout vertébré une multitude de spécialisations morphologiques et fonctionnelles, les oiseaux présentent une suite de particularités, ou états dérivés de caractères, que l'on interprète volontiers a priori comme des adaptations au vol. La plupart de ces états dérivés sont propres aux oiseaux et peuvent donc être considérés comme des autapomorphies. En tant que telles, celles-ci démontrent la nature monophylétique des oiseaux qui constituent bien un clade. Cette conclusion est généralement admise par les systématiciens, que ceux-ci se réclament des écoles « classique », « évolutionniste » ou « phylogénétique », avec cependant des exceptions (par ex. Lowe 1935, Jensen 1969). En outre, l'existence d'une multitude d'autapomorphies aviennes a eu d'autres conséquences. D'une part, ces autapomorphies, par définition, ne peuvent informer sur l'identité du « groupe frère » des oiseaux, tandis que leur développement spectaculaire peut avoir pour conséquence de masquer l'existence de caractères plus discrets qui pourraient cependant constituer d'intéressantes synapomorphies. D'autre part, comme la plupart des autapomorphies aviennes ont été interprétées a priori comme des « adaptations au vol », elles ont implicitement engagé les chercheurs à confondre le problème de l'origine des oiseaux avec celui de l'origine du vol, problèmes qui leur sont apparus comme les deux facettes inextricables de la même question.

Ceci explique dans une large mesure pourquoi les études sur l'origine des oiseaux se sont concentrées pendant des décennies sur des débats d'ordre fonctionnel, tels que théories arboricole ou terrestre de l'origine du vol avien (Voir Padian 1999). De telles approches impliquaient de s'intéresser à des « scénarios évolutifs » plutôt que de procéder à des analyses phylogénétiques qui auraient été indépendantes de contraintes intellectuelles externes, telles celles portant sur des considérations adaptatives ou sur des mécanismes évolutifs.

Pour notre sujet, il est remarquable de constater que le changement méthodologique entre ces deux approches se soit historiquement effectué en l'absence de découvertes de documents paléontologiques vraiment nouveaux et spectaculaires. On peut le faire remonter à la Conférence internationale sur *Archaeopteryx* qui s'est tenue à Eichstätt (Bavière) en 1984 (publiée par Hecht et al. 1985). Pendant cette réunion on pouvait percevoir une opposition constante, bien qu'encore souvent implicite, entre les participants (Ricqlès 1985). Pour les uns (sans doute la majorité à l'époque), il convenait de réunir toutes les données disponibles quelque soit leur nature, en un « scénario évolutif » qui serait d'autant plus valable qu'il parviendrait à rassembler davantage de données en les rendant mutuellement significatives. Le test principal de la validité du scénario, mais aussi sa contrainte de construction essentielle, était sa compatibilité avec les principes de la théorie synthétique de l'évolution. Ainsi, de tels scénarios se devaient de prendre en compte des changements évolutifs très graduels, subdivisés en un grand nombre d'étapes progressives, chacune d'elles étant à la fois suscitée et contrôlée par la sélection naturelle. De telles

approches, clairement explicitées par Bock (1965, 1986) reviennent manifestement, en l'occurrence, à proposer une origine arboricole des oiseaux et du vol avien (Feduccia, par ex. 1996). À partir d'un ancêtre quadrupède terrestre éloigné s'installerait d'abord l'arboricolisme puis la pénétration dans le domaine écologique du vol ne s'accomplirait ensuite que par des étapes très progressives, représentées successivement par le saut, le vol parachutal, le vol plané puis finalement le vol battu, actif.

Soulignons que dans de tels scénarios les contraintes physiologiques du vol battu, tel que le soutien à long terme d'un intense métabolisme aérobie, ne se poseraient qu'aux dernières phases de la transition évolutive. En d'autres termes, ces scénarios sont compatibles avec le maintien d'une physiologie plésiomorphe (ectothermie) jusqu'à l'étape ultime de cette transition et même au delà (Ruben 1991, Feduccia 1973, 1974, 1985, 1996).

De façon plus générale, un tel cadre conceptuel ne distingue pas véritablement l'analyse de l'histoire évolutive de la lignée en cours d'évolution (sa phylogénie) des mécanismes évolutifs concrets qui sont censés agir en tant que moteurs matériels de cette évolution : *patterns* et *process* évolutifs sont intimement confondus.

Ces approches autrefois classiques en paléontologie évolutive furent contestées lors de la réunion d'Eichstätt et même rejetées par certains sous le vocable de *story telling*, d'une part parce qu'elles confondent *patterns* et *process* évolutifs, d'autre part parce qu'elles ne peuvent être testées. Leurs critiques proposaient donc d'adopter une autre méthodologie, selon laquelle il conviendrait de mieux distinguer les diverses étapes de l'analyse. Il faudrait d'abord reconstituer la phylogénie, ce que l'on ne peut faire qu'en prenant en compte les seuls caractères intrinsèques des organismes (caractères moléculaires, cytologiques, histologiques ou anatomiques, par exemple) plutôt que les caractères extrinsèques (par exemple ceux de répartition géographique ou stratigraphique), autrement dit par l'analyse cladistique (Gauthier 1986). Après l'obtention d'un cladogramme suffisamment robuste, il deviendrait intéressant, dans la seconde étape de l'analyse, de construire des scénarios évolutifs à vocation explicative, en introduisant des hypothèses supplémentaires concernant les aspects fonctionnels, écologiques, ou les mécanismes évolutifs (Padian 1982).

Dans cette nouvelle approche, il est clair que la « contrainte de construction » principale du scénario n'est plus la mécanique évolutive (en pratique, le gradualisme sélectionniste/adaptationniste de la Théorie synthétique) mais bien la phylogénie elle-même (en pratique, le cladogramme). Cette approche phylogénétique est effectivement « agnostique » vis-à-vis des processus évolutifs. Actuellement, il est clair que la plupart des progrès significatifs accomplis dans la compréhension de l'origine des oiseaux depuis le Symposium d'Eichstätt se sont inscrits dans cette nouvelle perspective (Chiappe 1995, Padian et Chiappe 1998a, b), (fig. 1). Les découvertes récentes de nouveaux dinosaures et oiseaux fossiles (Hou et al. 1995, Zhou et al. 1998, Chen et al. 1998, Forster et al. 1998) et tout particulièrement celle des « dinosaures emplumés » de Chine (Ji et al. 1998, Xu, Tang et Wang 1999, Xu, Wang et Wu 1999, et – avec doutes – Sloan 1999) peuvent être considérées comme des tests effectifs des prévisions permises par l'analyse phylogénétique, dans la mesure où le concept de testabilité demeure valide dans le domaine des sciences historiques.

Pour ce qui nous concerne plus particulièrement ici, remarquons que le cladogramme n'impose pas *a priori* de contraintes particulières pour l'évolution de la physiologie thermométabolique lors de la transition dinosaure-oiseau. Toutefois il autorise clairement (sans les spécifier) des scénarios impliquant une physiologie thermométabolique précocement dérivée (ou apomorphe, c'est-à-dire l'endothermie) déjà présente chez des dinosaures non aviens (e.g. Bakker 1980, 1986).

2. DONNÉES COMPARATIVES SUR L'HISTOLOGIE OSSEUSE DES OISEAUX ACTUELS ET FOSSILES

Pour décrire l'histologie osseuse, nous utiliserons ici les termes et concepts généralement admis actuellement par les histologistes comparatifs et les paléohistologistes (Ricqlès 1979). On signalera quand les termes sont employés dans des sens anciens, comme dans la littérature originale. On pourra se reporter à des synthèses modernes en histologie osseuse comparée et en paléohistologie (par ex. Castanet et al. 1993, Francillon-Vieillot et al. 1990, Reid 1996, Ricqlès et al. 1991 et à de nombreux articles dans Currie et Padian 1997) pour avoir un aperçu des concepts et du vocabulaire. Les questions touchant au développement embryologique précoce du squelette et à l'ossification enchondrale chez les oiseaux ne sont pas abordés ici. Le problème des cycles de croissance et des « lignes d'arrêt de croissance » (LACs) sera spécialement traité dans une section de la discussion (V/c, ci-dessous).

Pendant la fin du XIX^e siècle et au début du XX^e, quelques histologistes se sont intéressés au tissu osseux des oiseaux mais leurs travaux n'étaient généralement pas orientés dans des perspectives comparatives et évolutives. Il faut toutefois souligner les travaux considérables portant sur l'histologie osseuse comparée des oiseaux réalisés par Foote (en particulier 1916) qui décrit l'histologie du fémur dans une quarantaine d'espèces. Malheureusement les illustrations de ses monographies sont très schématiques et cet auteur a introduit une terminologie et des concepts qui se sont ultérieurement révélés comme des sources de confusions (Ricqlès 1975, Reid 1996). Foote a cependant reconnu l'important développement du tissu osseux laminaire (son type II) chez les oiseaux (particulièrement ceux de grande taille). En l'occurrence, il est heureux que sa terminologie coïncide avec l'usage moderne bien que sa définition de la *lamina* elle-même diffère de l'actuelle (voir discussion in Ricqlès 1975, Reid 1996). Foote a aussi reconnu la prédominance du tissu osseux lamellaire simple, peu vascularisé (son type I) chez de nombreux oiseaux de très petite taille.

Après ceux de Foote, les travaux d'histologie osseuse comparée les plus remarquables chez les oiseaux furent ceux d'Amprino et Godina (1944–45, 1947). Ils fournissent des descriptions précises et bien illustrées d'un choix de genres actuels comprenant l'autruche et de grands oiseaux volants tels les aigles, tout en prenant en compte les différences histologiques selon les os dans un même squelette et les variations liées à l'âge individuel. À peu près simultanément, Amprino a publié (1947) un travail très stimulant où une explication fonctionnelle de la diversité histologique des tissus osseux d'apposition était proposée pour la première fois. Amprino y interprétait les différences tissulaires dans l'os primaire « comme l'expression de

différences dans la vitesse de l'accroissement », autrement dit, comme l'expression de taux d'apposition variés. Son hypothèse s'est montrée ultérieurement si féconde qu'elle est devenue une sorte de « fil d'Ariane » pour les interprétations en histologie osseuse comparée. C'est pourquoi nous avons proposé (Castanet et al. 1996) de la reconnaître sous le nom de « règle d'Amprino ». Cette « règle » constitue un lien logique entre changements de la typologie de l'os primaire et sa vitesse d'apposition.

Meister (1951) a publié une intéressante enquête comparative sur les changements corrélés avec la mue intervenant dans l'histologie osseuse des oiseaux, ceci dans une quinzaine d'espèces. Bien que l'objet de son travail n'ait pas été principalement l'histologie comparative, il apporte des données structurales précises. Cet auteur a ultérieurement décrit en détail l'histologie osseuse très particulière des manchots (1962), mettant en évidence des phénomènes de pachyostose caractéristique dans ce groupe d'oiseaux très spécialisé.

Il faut aussi mentionner les travaux comparatifs de Zavattari et Cellini (1956) qui traitent surtout des différences microanatomiques (plutôt que véritablement histologiques) entre ratites coureurs et carinates volants, une origine distincte de ces deux groupes étant pour ainsi dire suggérée. Ils apportent des données comparatives supplémentaires sur une douzaine d'espèces.

Enlow et Brown ont apporté une analyse comparative importante de l'histologie osseuse des oiseaux dans la deuxième partie (1957) de leurs célèbres « Recherches sur l'histologie comparée des tissus osseux récents et fossiles » (1956–58). Ils y passent en revue l'histologie osseuse de 17 genres choisis parmi une douzaine d'Ordres de Néornithes et comprenant aussi les Dinornithiformes fossiles mais pas d'autres Ratites. La plupart des spécimens de grands ou très grands oiseaux ont certains de leurs os longs, au moins, constitués d'un cortex primaire fibro-lamellaire où la vascularisation dense est fréquemment du type réticulaire. Cependant d'autres os, ou régions osseuses, et les diaphyses des petits oiseaux peuvent être formées par des tissus osseux beaucoup plus simples, faiblement vascularisés, et où de l'os lamellaire constitue l'essentiel des corticales externes. L'histologie osseuse des oiseaux est discutée dans la troisième partie (1958 : pp. 226–227) du travail d'Enlow et Brown où sont tentées quelques comparaisons avec l'os des Ptérosaures et la plupart des résumés disponibles dans les Traités sur l'histologie osseuse des oiseaux et ses variations proviennent de leur travail et de celui d'Amprino et Godina (1947).

Aucun des travaux précédents n'a beaucoup pris en compte le tissu osseux des oiseaux fossiles. Cette situation a changé avec les travaux de Houde (1986, 1987) qui a tenté d'utiliser les caractères d'histologie osseuse de l'oiseau fossile plongeur *Hesperornis* pour déterminer sa position phylogénétique au moyen d'une analyse cladistique. Ceci a nécessité l'examen de l'histologie osseuse dans de nombreux groupes d'oiseaux actuels et fossiles afin de tester l'influence possible sur la structure histologique de variables telles que la fossilisation, la phylogénie, la localisation anatomique, l'adaptation locomotrice ou l'étape ontogénique. En tout, l'étude a porté sur 17 genres actuels et fossiles répartis parmi les paléognathes et les néognathes. L'idée de l'étude était d'utiliser les caractères histologiques de l'os primaire d'apposition comme des caractères diagnostiques de clades. Ainsi le type de tissu osseux laminaire était interprété comme un caractère de paléognathe, tandis que le type de tissu réticulaire serait une apomorphie des néognathes (ce qui placerait *Hesperornis*

parmi les néognathes selon ce critère). Pour diverses raisons qu'il n'y a pas lieu de développer ici (voir Ricqlès 1992, 1993), nous sommes très réservés quant à un usage aussi simpliste des caractères d'histologie osseuse en analyse phylogénétique. Il nous paraît plus intéressant d'optimiser la répartition de ces caractères histologiques sur des cladogrammes entièrement édifiés à partir d'autres caractères. Ceci permettrait de montrer la quantité d'homoplasie auquel le niveau d'intégration histologique peut être éventuellement soumis, du fait de la prévalence des contraintes fonctionnelles (plutôt que phylogénétiques) à ce niveau. Quoiqu'il en soit de l'analyse phylogénétique de Houde (1987), il est regrettable que les descriptions correspondantes de tissus osseux fossiles n'aient été que très partiellement publiées, à notre connaissance (Houde 1988). Mais grâce à l'observation personnelle de quelques unes de ces sections, et aussi de celles d'un oiseau fossile non identifié de l'Éocène du Montana, nous savons au moins que le spectre des variations histologiques de l'os chez les oiseaux du Cénozoïque est comparable à l'actuel.

3. RÉTROSPECTIVE DE L'HISTOIRE DES IDÉES CONCERNANT LA RÉPARTITION DE L'ENDOTHERMIE CHEZ LES ARCHOSAURIENS D'APRÈS LES CRITÈRES HISTOLOGIQUES

Diverses considérations sur la possibilité que les dinosaures étaient des « animaux à sang chaud » semblent déjà avoir été émises indépendamment, à plusieurs reprises, dans la littérature scientifique dès la fin du dix-neuvième siècle et au début du vingtième.

Nous ne passerons en revue ici que les idées développées ultérieurement, en relation directe avec des critères d'histologie osseuse. Enlow et Brown (1956-58) font allusion en plusieurs occasions dans leur travail aux remarquables similitudes histologiques entre dinosaures, oiseaux et mammifères (par ex. 1957: 200, 1958: 200-203) mais n'associent pas explicitement ces ressemblances à des considérations de physiologie thermo-métaboliques. Peabody (1961) dans sa discussion sur les cycles de croissance dans l'os actuel et fossile suggère que leur étude critique pourrait conduire à saisir « les origines de l'endothermie dans l'évolution mammalienne » et « que des travaux comparables pourraient être effectués chez les archosaures du Mésozoïque » (1961: 11). Currey (1962), discutant la vascularisation extrêmement dense de l'os de dinosaures prosauropodes soulève explicitement la question de sa signification physiologique. Halstead (par ex. 1975) et Jepsen (1964) utilisant respectivement ce qu'ils nomment des « lignes de croissance » et des « steochrones » pensent pouvoir en tirer une évaluation de l'âge individuel et de la longévité de dinosaures en prenant pour base le modèle de « l'homéothermie de masse » préconisé par Colbert, Cowles et Bogert (1946, 1947). En fait, les « ostéochrones », mentionnés et figurés par Jepsen (1964) ne semblent pas différer des laminae de l'os primaire de type laminaire qui n'ont manifestement pas une signification annuelle ni même une autre signification périodique univoque (Ricqlès 1980).

Le problème d'une possible corrélation fonctionnelle entre histologie osseuse et physiologie thermo-métabolique chez les tétrapodes en général et les Archosauriens

et Synapsides fossiles en particulier a été l'objet de mes premiers travaux paléohistologiques (Ricqlès 1968a, b, 1969, 1972a, b). Rappelons que dans le premier de ceux-ci (1968a) la physiologie thermo-métabolique d'un sauropode était interprétée selon le modèle de « l'homéothermie de masse » mais il était déjà souligné qu'une explication complète des particularités histologiques de ce dinosaure (et notamment sa vitesse de croissance élevée) nécessitait sans doute de prendre en compte un développement encore plus « progressif » de sa physiologie.

Ces contributions et leurs développements en anglais (Ricqlès 1974, 1976) furent publiées parallèlement aux travaux stimulants d'Ostrom (1969, 1970) et de Bakker (1968, 1971a, b, 1972) qui se fondèrent aussi, dans une certaine mesure, sur des arguments histologiques pour étayer l'hypothèse d'une possible endothermie chez les dinosaures.

Un argumentaire détaillé concernant l'origine précoce de l'endothermie chez les Archosauriens (ainsi que dans d'autres clades) et s'appuyant sur une analyse et une discussion exhaustive des littératures histologique et paléontologique pertinentes ne fut publié qu'ultérieurement (Ricqlès 1978). Le problème complexe de l'extension plus ou moins longue de l'endothermie chez les archosauriens y était examiné en détail (1978 : 90–92, 100–103, 107–110).

Il faut toutefois souligner que dans ce travail publié tardivement étaient présentées des idées encore élaborées à la fin des années soixante et au début des années soixante-dix dans le cadre intellectuel de la « nouvelle systématique », avec sa prise en compte implicite des grades ou groupes paraphylétiques. De ce fait, la signification particulière de la relation phylogénétique entre dinosaures et oiseaux n'y était pas particulièrement soulignée, ces deux groupes étant reconnus comme endothermes sur la base des caractères histologiques. En revanche, la première tentative de prise en compte des conséquences systématiques de l'apparemment phylogénétique particulier entre oiseaux et dinosaures endothermes dans une perspective cladistique fut proposée par Bakker et Galton (1974). La scène était donc prête pour la controverse sur les « dinosaures à sang chaud » qui atteignit ultérieurement un sommet lors de la Conférence de l'*American Association for Advancement of Sciences* à Washington en 1978 (Thomas et Olson 1980).

Il semble honnête de conclure que les premières spéculations histologiques suggérant un régime endothermique commun chez les dinosaures et les oiseaux ont été utiles pour orienter la recherche du groupe-frère des oiseaux parmi les dinosaures au moyen de l'analyse cladistique. Une fois ce cadre phylogénétique assis sur des données indépendantes (non histologiques : Ostrom e.g. 1975, 1976, 1979, Gauthier 1986) il était intéressant, mais pas obligatoire, de bâtir des scénarios évolutifs prenant en compte un développement précoce de l'endothermie chez les dinosaures non aviens (Bakker 1980, 1986). En outre, les méthodes cladistiques peuvent être appliquées à présent à l'étude de l'évolution des tissus osseux chez les dinosaures (oiseaux inclusivement) et leurs implications pour l'évolution des taux métaboliques et des vitesses de croissance (Ricqlès, Padian et Horner 1999, soumis).

4. LES ÉTUDES EN COURS SUR L'HISTOLOGIE OSSEUSE DES OISEAUX DU MÉSOZOÏQUE : DES OISEAUX « ECTOTHERMES » ?

La connaissance effective de l'histologie osseuse des oiseaux du Mésozoïque, longtemps limitée à *Hesperornis*, s'est considérablement accrue au cours des toutes dernières années grâce aux descriptions précises du Dr. A. Chinsamy et de ses collaborateurs (Chinsamy, Chiappe et Dodson 1994, 1995, Chinsamy, Martin et Dodson 1998) ainsi que grâce aux travaux histologiques préliminaires sur l'oiseau primitif *Confuciusornis* par des chercheurs chinois (Zhang, Hou et Ouyang 1998).

Les travaux de Chinsamy et al., (1994, 1995) sont les premières descriptions détaillées de tissus osseux du fémur chez deux oiseaux Énanthiornites provenant du Maestrichthien du nord de l'Argentine, et d'un fémur de *Patagopteryx*, un oiseau non volant du Coniacien-Santonien du sud de l'Argentine. L'étude a été faite dans le cadre de la phylogénie couramment acceptée (par ex. Chiappe 1995) situant l'origine des oiseaux parmi les dinosaures coureurs du groupe des Theropodes, ceci dès le Jurassique.

Les descriptions aussi bien chez *Patagopteryx* que chez les Énanthiornites soulignent la présence « d'anneaux de croissance » qui ne sont toutefois pas disposés identiquement dans les deux groupes. Selon les travaux publiés, l'histologie osseuse de *Patagopteryx* est effectivement très avienne, avec un cortex formé de tissu osseux primaire d'origine périostique bien vascularisé, complété par un anneau d'os endostéal périmédullaire. Le cortex périostique est relativement épais. Ses canaux vasculaires sont surtout longitudinaux ou irréguliers, selon un modèle réticulaire plus proche de celui observé chez les néognathes (Houde 1986, 1987) que du modèle laminaire souvent bien développé chez les grands ratites. La seule particularité vraiment remarquable est la présence à mi-cortex d'une discontinuité constituée par une ligne d'arrêt de croissance (LAC) probablement associée à un fin *annulus* de tissu osseux lamellaire avasculaire. La situation paraît très différente dans les fémurs d'Énanthiornites où tout le cortex primaire est constitué par un tissu osseux pour ainsi dire avasculaire, de texture lamellaire ou à fibres parallèles. Ce tissu est interrompu par quatre à cinq lignes d'arrêt de croissance concentriques.

Ces observations ont été aussitôt utilisées par leurs auteurs pour construire un nouveau scénario général de l'évolution de la physiologie thermo-métabolique chez les oiseaux primitifs et implicitement chez leurs prédécesseurs phylogénétiques, les dinosaures non aviens (Chinsamy et al. 1994, 1995). Ils font remarquer que les tissus osseux observés chez les Énanthiornites et chez *Patagopteryx* ne sont pas habituellement observés chez les oiseaux actuels et qu'en particulier les nombreuses lignes d'arrêt de croissance suggèrent fortement une croissance lente et cyclique plus compatible avec une physiologie de type ectotherme qu'avec l'endothermie tachymétabolique caractéristique des oiseaux actuels. Ce raisonnement est à la base de considérations générales largement diffusées (Chiappe 1995 : 353), sur le mode de développement et la physiologie des premiers oiseaux.

Des travaux ultérieurs ont étendu nos connaissances à du nouveau matériel d'*Hesperornis* et pour la première fois à l'oiseau volant *Ichthyornis*, deux genres

bien connus du Crétacé supérieur de la Formation Niobrara du Kansas qui différaient considérablement par leurs adaptations locomotrices (Chinsamy, Martin et Dodson 1998). L'histologie du fémur d'*Hesperornis*, un oiseau plongeur non volant a été comparée à celle de manchots actuels et à celle d'un plongeur du Crétacé supérieur de l'Antarctique. Des comparaisons avec divers oiseaux actuels ayant des écologies et des modalités locomotrices variées ont été faites pour contrôler l'existence éventuelle de convergences au niveau histologique liées à ces diverses adaptations locomotrices. Les résultats principaux, pour ce qui nous concerne ici, ont été la description de types tissulaires chez *Ichthyornis* et *Hesperornis* tout à fait comparables à ceux couramment observés chez les oiseaux modernes. Des spécialisations intéressantes de l'organisation osseuse au niveau micro-anatomique (plutôt que véritablement histologique), tel que les valeurs de l'index cortico médullaire, ont été à nouveau constatées entre oiseaux volants (tel *Ichthyornis*, avec un cortex mince) et les plongeurs (tel *Hesperornis*, avec un cortex épais), comme chez leurs analogues écologiques actuels (Zavattari et Cellini 1956, Meister 1962).

Prises au pied de la lettre, leurs observations histologiques ont conduit Chinsamy, Martin et Dodson (1998) à admettre que les oiseaux Ornithurés du Crétacé supérieur avaient déjà pour l'essentiel acquis une physiologie endotherme comparable à celle des oiseaux actuels alors que les oiseaux crétacés non-Ornithurés (représentés par *Patagopteryx* et les Énanthiornites) auraient conservé une physiologie thermo-métabolique et des modalités de croissances plus primitives, comme l'a proposé Chiappe (1995).

Cependant, Zhang et al. (1998) ont tout récemment publié une description préliminaire de l'histologie du fémur d'un oiseau beaucoup plus ancien et probablement encore beaucoup plus primitif que tous ceux histologiquement observés jusqu'à présent, à savoir *Confuciusornis sanctus* de la désormais fameuse Formation Yixian d'âge Jurassique supérieur (ou plus probablement Crétacé inférieur) de la Province de Liaoning, au Nord-est de la Chine (voir Wang et al. 1998). Des sections transversales de fémurs de Lariidés et de Procellariidés actuels ainsi que d'un Galliforme éteint du Pléistocène moyen de Zhoukoudian ont été utilisées à titre comparatif. L'emploi du microscope à balayage (SEM) plutôt que l'observation en lames minces rend les descriptions et comparaisons histologiques un peu délicates bien que *Confuciusornis* semble présenter un cortex relativement épais et bien vascularisé par de nombreux ostéones primaires surtout orientés longitudinalement. Les auteurs soulignent l'absence d'anneaux de croissance » (ou plus précisément de lignes d'arrêt de croissance ou LACs) dans le cortex proprement dit, bien qu'ils notent des « so called rest lines » dans le « système fondamental externe » de texture lamellaire constituant la mince couche la plus externe du cortex osseux. D'autres travaux en cours sur *Confuciusornis* confirment ces premières descriptions (Horner et al. inédit).

Prises également au pied de la lettre, ces nouvelles données remettent à leur tour en question les conclusions de Chinsamy et al. (1994, 1995) qui sont à la base du scénario évolutif proposé par Chiappe (1995) concernant l'évolution de la physiologie thermo-métabolique chez les oiseaux. Il apparaît en effet clairement que *Confuciusornis* possède un cortex osseux principalement formé par un complexe fibro-lamellaire, sans traces évidentes d'une croissance cyclique et généralement très comparable aux modèles histologiques osseux observés chez de petits Théropodes

bipèdes coureurs tels que *Syntarsus* (Chinsamy 1990) ; *Troodon* : (Varicchio 1993), *Coelophysis* : (Chinsamy 1994), etc. Des études préliminaires comparant le développement particulier des canaliculi ostéocytaires chez les oiseaux (Amprino et Godina 1947) et les Coelurosauriens (Rensberger et al. 1998) parlent dans le même sens.

Dans la mesure où les matrices tissulaires et les types de vascularisation observés chez ces petits dinosaures non aviens sont associés à une croissance très active compatible avec une forme d'endothermie et se retrouvent dans l'histologie osseuse de *Confuciusornis*, ils suggèrent que l'existence de l'endothermie serait plésiomorphe pour les oiseaux, celle-ci étant héritée à partir d'ancêtres non aviens (contra Chiappe 1995 et Zhang et al. 1998) comme nous allons le discuter ci dessous.

5. DISCUSSION

Les découvertes de Chinsamy et de ses collaborateurs sur l'histologie d'oiseaux d'âge Mésozoïque (1994, 1995, 1998) sont incontestablement intéressantes et utiles mais il demeure nécessaire de préciser leur signification réelle. Il convient particulièrement d'évaluer dans quelle mesure ces données peuvent être prises telles quelles et généralisées comme bases d'un scénario global de l'évolution de la physiologie thermo-métabolique chez les archosauriens, ainsi qu'ils le suggèrent.

5.1. Problèmes généraux

Il convient d'abord de rappeler que la dichotomie classique proposée en Physiologie comparée (endothermie versus ectothermie) se révèle logiquement embarrassante aussitôt qu'elle est déplacée du domaine purement théorique et abstrait des définitions physiologiques (Bligh et Johnson 1973) à celui d'un contexte phylogénétique concret. En effet, l'endothermie désigne manifestement une condition physiologique dérivée alors que l'ectothermie recouvre toute condition physiologique relativement primitive ou généralisée qui n'est pas l'endothermie tachymétabolique : en d'autres termes, c'est une plésiomorphie (Ricqlès 1992). Il en résulte que la distinction traditionnelle entre organismes « endo- » et « ectothermes » est une dichotomie fallacieuse entre catégories n'ayant pas la même pertinence logique, et qui obscurcit donc, plutôt qu'elle ne l'éclaire, la compréhension réelle du problème évolutif en jeu.

Compte tenu de cette difficulté, on pourrait donc poser le problème ainsi : dans le cadre de la phylogénie généralement admise, telle qu'exprimée dans de nombreux cladogrammes « Ostromiens » plus ou moins dérivés de celui de Gauthier (1986, cf. *figure 1*), quand et dans quels taxons sont apparues les nouveautés évolutives (apomorphies) permettant l'endothermie (et permettant de la définir, ou au moins de reconnaître sa présence) ? Ce problème général se pose en termes pour ainsi dire identiques chez les synapsides et les archosauriens, à cette différence près que tous les synapsides actuels (les mammifères) sont endothermes, alors que certains archosaures actuels (les crocodiles) sont ectothermes, tandis que tous les oiseaux actuels sont endothermes.

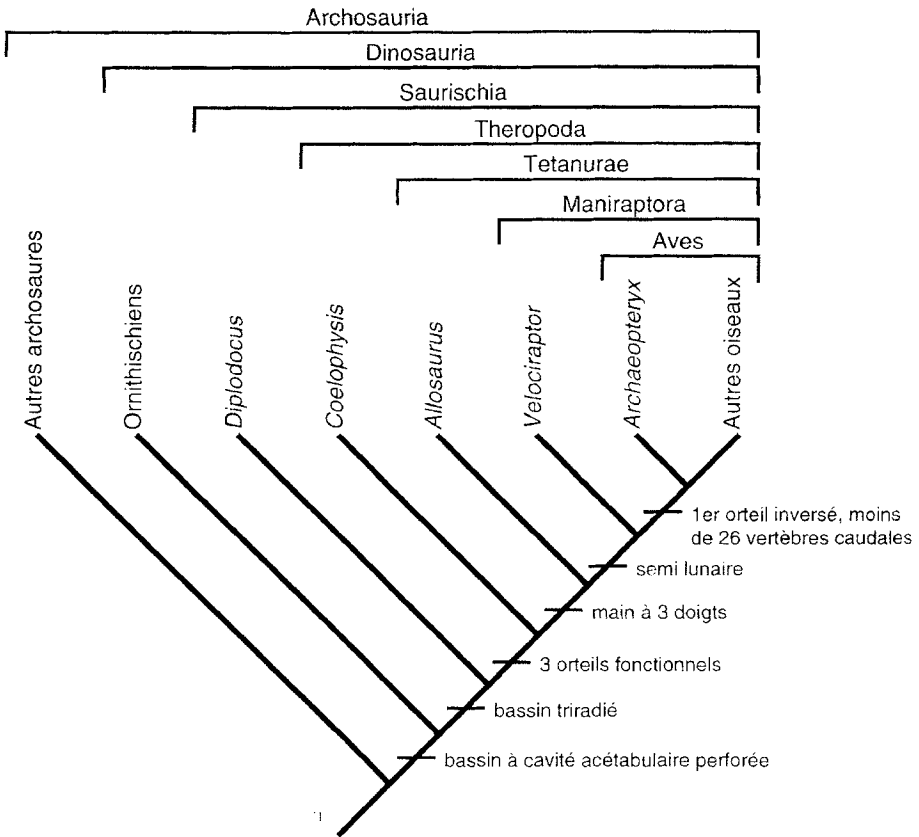


Figure 1. Phylogénie « iostromienne » de l'origine des oiseaux montrant les principaux groupes monophylétiques successifs au sein des archosaures et quelques caractères dérivés (apomorphies) diagnostiques pour chacun d'eux.

D'autre part, dans ces deux clades, il convient de reconnaître qu'en dépit d'une proche parenté phylogénétique, la présence de l'endothermie dans un groupe actuel ne dit rien concernant sa possible extension à son groupe frère fossile. Ainsi, par elle-même, l'endothermie mammalienne n'implique pas plus l'endothermie de leur groupe frère les cynodontes que l'endothermie avienne ne démontre celle des dinosaures. Dans les deux cas, pourtant, on peut mettre en avant des arguments « minimalistes » fondés sur la méthode comparative et faisant un usage raisonnable des principes d'uniformité et de parcimonie (cf. Ricqlès 1980).

En ce qui concerne les archosauriens, il nous paraît raisonnable, sur ces bases, d'accepter l'existence d'une physiologie de type général endotherme chez tous les taxons fossiles où la présence de phanères (plumes ou organes comparables) a été démontrée de façon concluante. Malgré les prétentions contraires (Ruben 1991), il est clair que quand des phanères sont bien développées sur le corps, spécialement chez un petit organisme, elles offrent une solide présomption en faveur de l'endo-

thermie car elles constituent un isolant thermique (e.g. Ricqlès 1974). Des méthodes telles que l'*extant phylogenetic bracket* (Witmer 1995, voir aussi Bryant et Russell 1992) fournissent à présent le guide nécessaire pour évaluer la robustesse de cette conclusion. Remarquons que ceci n'a rien à voir avec le problème de la fonction initiale des phanères et si celles-ci se sont d'abord développées dans un contexte de parade sexuelle, de camouflage ou de thermorégulation. Autrement dit, il est indifférent pour notre problème de savoir si la thermorégulation est apparue en tant qu'adaptation ou qu'exaptation par rapport au développement initial des phanères (Regal 1975, 1985, Gould et Vrba 1982). Dès qu'elles sont développées, des phanères vont empêcher efficacement les échanges thermiques entre le corps et le milieu extérieur, échanges qui constituent une exigence fondamentale pour de petits ectothermes, et particulièrement pour les petits heliothermes arboricoles qui sont volontiers envisagés dans tant de scénarios « ectothermiques » de l'origine des oiseaux (e.g. Feduccia 1996).

On doit aussi faire remarquer que si la présence de structures comparables à des plumes peut être considérée comme une preuve positive de l'endothermie chez un archosaurien fossiles, spécialement de petite taille, la réciproque n'est pas correcte. L'absence de phanères, par exemple chez le minuscule dinosaure *Scipionyx*, par ailleurs très bien conservé (dal Sasso et Signore 1998), ne prouve pas l'ectothermie et ne constitue qu'une preuve négative (e.g. Ricqlès 1974 et ci-dessous V / b).

À partir de tout ceci, la démarche consiste à rechercher parmi les groupes frères relativement de plus en plus lointains (plésiomorphes) des oiseaux chez qui l'on pourrait observer des structures constituant des présomptions directes (phanères) ou indirectes (par exemple histologie osseuse) en faveur de la présence de l'endothermie.

Si l'on applique ce raisonnement aux fossiles actuellement disponibles, il tombe sous le sens qu'*Archaeopteryx* était déjà endotherme (voir aussi Bock 1986, Regal 1985 et Houck et al. 1990 pour cette même conclusion, déduite de considérations diverses). De nouvelles données s'accumulent en ce moment en faveur de la présence de plumes (ou de « protoplumes », de duvet ou d'organes similaires) dans divers taxons situés encore plus basalement sur le cladogramme (Chen et al. 1998, Ji et al. 1998, Gierlinski 1997), indépendamment de toutes considérations d'histologie osseuse.

Bien entendu, ces données n'établissent pas qu'*Archaeopteryx* ou divers « dinosaures emplumés » possédaient déjà tous les raffinements physiologiques qui caractérisent l'endothermie perfectionnée des oiseaux actuels : il faut manifestement laisser sa place à une évolution adaptative à long terme. En revanche elles suggèrent fortement, à tout le moins, que des transformations évolutives significatives vers une endothermie avienne était déjà intervenues chez certains dinosaures non aviens, et que ces nouveautés ont été phylétiquement transmises aux premiers oiseaux, ceci dès la fin du Jurassique, ou peut être même bien avant.

Dans ces conditions, la suggestion selon laquelle des oiseaux du Crétacé supérieur pour ainsi dire encore « ectothermes », les Énanthiornites, représenteraient la condition physiologique originelle (plésiomorphe) des oiseaux nous paraît peu plausible. Notre interprétation est encore confortée, comme on l'a noté ci-dessus, par

l'étude préliminaire de *Confuciusornis* dont l'histologie osseuse est très comparable à celle de petits théropodes bipèdes coureurs (bien que, curieusement, les auteurs semblent accepter l'idée que l'ancêtre commun des Énanthiornites et de *Confuciusornis* ait été encore ectotherme : Zhang et al. 1998 p. 134).

En conclusion de cette partie, même dans la mesure où l'histologie osseuse des Énanthiornites et peut être d'autres oiseaux du Crétacé indiquerait effectivement de faibles vitesses de croissance et une croissance cyclique, ces faits pourraient être compris dans le cadre d'une autre interprétation générale de l'origine de l'endothermie avienne que celle suggérée par Chinsamy et al. (1994, 1995) et Chiappe (1995), comme nous allons le voir.

5.2. Signification fonctionnelle des types de tissus osseux aviens

Il s'agit d'une croissance rapide et continue – mais pas toujours.

Les données relativement étendues d'histologie osseuse comparée disponibles pour les oiseaux actuels ne suggèrent pas des taux de croissance uniformément très élevés chez tous ces organismes. Il est exact que l'os compact formant les corticales des os longs dans une grande majorité d'oiseaux de taille moyenne à grande est surtout formé par un « complexe fibro-lamellaire » (e.g. Ricqlès 1979) à vascularisation dense, selon des patrons réticulaire, laminaire ou plexiforme. C'est le cas par exemple dans le fémur (figure 26), le métatarse (figure 27) et le métacarpe (figure 28) chez le vautour *Gyps fulvus* figuré par Amprino et Godina (1947, pl. 7). Ceci indique clairement une croissance radiaire continue à vitesse élevée.

En revanche, la diaphyse fémorale de *Buteo* est formée de tissu lamellaire faiblement vascularisé sur au moins le tiers externe de l'épaisseur du cortex (Enlow et Brown 1957, pl. 25, figure 9) et on retrouve une disposition semblable dans le fémur de *Corvus* (ibid. pl. 27, figure 5). Dans ces cas, une réduction importante de la vitesse d'accroissement radiaire de l'os est intervenue pendant une partie significative de la phase de croissance de l'oiseau. Cette situation paraît aussi relativement commune chez les petits oiseaux chez qui la moitié externe du cortex peut être formée de tissu osseux lamellaire pratiquement dépourvu de vascularisation (Foote 1916, Enlow et Brown 1957).

Des preuves d'arrêt de la croissance ne sont pas non plus inconnues chez les oiseaux actuels. Dans le métatarsien de *Chrysotis amazonica* figuré par Amprino et Godina (1947, pl. 9, figure 36) le cortex fibro-lamellaire est interrompu par une ligne circonférentielle. Celle-ci n'a rien à voir avec le « système fondamental externe » (SFE) formant la mince couche la plus externe du cortex.

Compte tenu de ce cadre comparatifs et des éléments publiés, le cas de *Patagopteryx* ne nous semble pas du tout exprimer nécessairement une croissance particulièrement lente. Le type de tissu osseux primaire de cet oiseau est en accord avec une croissance assez rapide, à des vitesses qui pourraient atteindre $6-8 \mu\text{m j}^{-1}$, à en juger par les données expérimentales obtenues chez le colvert (Castanet et al. 1996). Il présente effectivement une discontinuité structurale dans le cortex primaire mais il n'en découle pas : a) que cette structure soit véritablement une ligne d'arrêt de croissance ; b) ni que la présence d'une telle ligne, si elle était avérée, implique nécessai-

rement une physiologie de type quelque peu « ectothermique » pour cet oiseau fossile, comme nous le verrons ci-après.

Le cas des Énanthiornites apparaît au premier abord plus convaincant. Le tissu osseux formant la masse du cortex fémoral présente une structure histologique vraiment typique d'une croissance lente, telle qu'on l'observe communément chez les « ectothermes ». Cependant, il n'en découle pas nécessairement que la présence localisée d'un tel tissu implique « l'ectothermie » (Ricqlès 1974). Il faut souligner à nouveau ici que des tissus semblables s'observent couramment aussi chez des endothermes actuels (de nombreux petits mammifères et oiseaux, chez qui la physiologie peut être contrôlée directement). Il est remarquable à cet égard que l'histologie osseuse des Énanthiornites soit très semblable à celle d'un petit primate à croissance lente tel *Callithrix* (Amprino et Godina 1947, pl. 38, figure 118).

Du fait de leur activité métabolique généralement très élevée, les vertébrés endothermes *peuvent* soutenir une croissance très rapide mais ils ne sont pas contraints de le faire (Ricqlès e.g. 1974, 1976). Ceci dépend entièrement des « stratégies » spécifiques de croissance, la répartition des ressources vers la croissance, la reproduction ou d'autres fonctions pouvant varier de façon considérable – et particulière pour chaque taxon. L'endothermie, en tant que résultat d'un tachymétabolisme, permet une croissance à des taux très élevés mais ne l'impose pas nécessairement. L'espèce humaine est un bon exemple d'un organisme endotherme de taille relativement élevée mais à croissance lente, et corrélativement ne montrant pas une histologie osseuse caractéristique d'une croissance rapide.

Un facteur supplémentaire intervient à cet égard chez des organismes volants qui doivent, pour des raisons fonctionnelles évidentes, maintenir un cortex osseux mince. Dans ces conditions, l'érosion périmédullaire peut éliminer tout l'os à dépôt rapide synthétisé pendant la phase de croissance active de l'organisme, le cortex n'étant plus constitué que par de l'os à dépôt lent produit en fin de croissance : en somme, seule la phase terminale de la croissance est alors « enregistrée » par la squelette adulte (Padian et al. 1995).

Il en découle que si l'on observe chez un vertébré fossile la présence généralisée de tissus osseux à croissance très rapide ceci peut être tenu pour un indice raisonnable en faveur de l'endothermie (preuve positive), mais que la réciproque n'est pas vérifiée. En effet, l'absence de tels tissus à croissance rapide ne démontrera pas nécessairement « l'ectothermie » mais seulement le manque de données en faveur d'une croissance rapide – et d'une possible endothermie (preuve négative). Tout ceci constitue une illustration du fait bien connu que les chaînes de corrélations fonctionnelles suggérées entre caractères biologiques d'un organisme sont très souvent « non transitives ». Si une proposition donnée se révèle correcte, sa réciproque ne l'est pas forcément (Voir Lauder 1995 et Witmer 1995 pour des discussions méthodologiques générales de problèmes de ce type).

En tout état de cause, compte tenu de la présence d'un plumage chez les oiseaux Énanthiornites, on pourrait difficilement soutenir que ces organismes avaient conservé une physiologie thermo-métabolique « typiquement » ectothermique (comparable à celle d'un lézard, par exemple). De plus Chinsamy et al. (1994, 1995) évaluent soigneusement et à juste titre de qualifier les Énanthiornites « d'ectothermes ».

Ils ont pu être des endothermes à faible vitesse de croissance et montrant de ce fait une histologie osseuse caractéristique de ces faibles vitesses, comme c'est le cas chez l'homme (et beaucoup d'autres primates) parmi les endothermes actuels, et donc pas de critères histologiques de l'endothermie.

Indépendamment du taux de croissance « global », qui pourrait bien avoir été vraiment très lent chez les Énanthiornites examinés sans que cela implique nécessairement l'« ectothermie » (voir précédemment), il faudrait aussi prendre en compte d'autres considérations, plus complexes, liées à la croissance, pour rendre pleinement compte des observations. Ces considérations concernent les problèmes de croissances relatives ou allométries entre les divers os du squelette chez ces organismes, et les différences corrélatives dans la séquence temporelle de la croissance de ces éléments comparée les uns aux autres (allochronies : Castanet 1986–87, Castanet et al. 1996). En d'autres termes, il se pourrait que le fémur des Énanthiornites montre de faibles vitesses de croissances qui ne se retrouveraient pas dans d'autres os du même squelette, y compris dans le même membre. À notre connaissance, on ne dispose d'aucunes données sur les particularités allométriques/allochroniques de la croissance des Énanthiornites mais leurs particularités anatomiques, comparées aux oiseaux actuels, pourraient déjà suggérer à elles seules qu'il existait bien des différences significatives à cet égard entre les deux groupes. S'il en est ainsi, on devrait s'attendre a priori, à observer des différences corrélatives au niveau histologiques entre les deux groupes puisqu'après tout l'histologie osseuse n'est dans une large mesure qu'un enregistrement spatio-temporel des activités tissulaires locales qui créent les morphologies fonctionnelles propres à chaque taxon.

5.3. Signification des « lignes d'arrêt de croissances » et autres structures cycliques dans l'os des oiseaux, des dinosaures et des mammifères

Dans les phases initiales du développement de la paléohistologie comparative des tétrapodes, on a établi l'existence d'une forte corrélation fonctionnelle entre la présence de lignes d'arrêt de croissance (LACs) dans l'os et le type général de physiologie thermo-métabolique des organismes (Peabody 1961, Ricqlès 1969, 1974). La présence manifeste de nombreuses LACs serait associée à « l'ectothermie » tandis que l'absence de marques de croissance cycliques suggérerait (mais ne démontrerait pas) l'endothermie.

Bien que ces généralisations, fondées à l'époque sur une documentation assez dispersée et hétérogène aient été raisonnables, les études ultérieures tant chez les tétrapodes actuels que fossiles ont bien montré dans quelle mesure elles devaient être acceptées avec réserve. Il est maintenant clair que la question de la corrélation entre la présence de cycles de croissance dans les tissus durs et la physiologie thermo-métabolique générale des organismes devrait être réexaminée de façon critique et réévaluée dans son ensemble (Horner et al. 1999).

Des lignes d'arrêt de croissance (LACs) existent chez les oiseaux et les mammifères. Les cas rapportés chez les oiseaux demeurent encore assez rares et anecdotiques mais les données sont relativement satisfaisantes chez les mammifères. De plus, compte tenu des liens phylogénétiques étroits entre oiseaux et dinosaures non aviens la signification des LACs chez les dinosaures doit aussi être prise en compte.

Divers auteurs comme Van Soest et Van Utrecht (1971 sur *Gurrulus*, *Gallinula*, *Larus*, *Anas*, *Gallus*, *Ardea*) Klevezal et al., (1972 : *Tetrao*), Koubek et Hrabe (1984 : *Phasianus*) ont tenté d'utiliser les « Lignes d'arrêt de croissance » (LACs) observées dans l'os périostique d'oiseaux pour estimer l'âge individuel. Il est intéressant de noter qu'ils soulignent l'existence de « lignes surnuméraires » et aussi de différences dans le nombre de LACs observées entre les divers os du squelette chez un même individu, toutes circonstances qui rendent difficile l'estimation de l'âge individuel par ce critère histologique. De plus, les données expérimentales présentées par Lewis (1979 : *Grus*) et Nelson et Bookhout (1980 : *Branta*) imposent de mettre en doute la valeur des estimations d'âge obtenues chez les oiseaux par cette méthode. Dans ce contexte, il est peut être significatif de souligner que le nombre de LACs présentes dans les divers os longs du squelette du type d'*Hypacrosaurus stebingeri* (un dinosaure ornithopode du Crétacé) est également très variable (Horner et al. 1999), ce qui soulève les mêmes questions quant à l'utilisation des LACs comme estimateur de l'âge individuel chez les dinosaures. Quoi qu'il en soit, on peut souligner que des lignes d'arrêt de croissance existent bien dans l'os périostique des oiseaux actuels.

On a tenté aussi d'utiliser d'autres « lignes d'arrêt de croissance », observées cette fois dans le tissu osseux endostéal déposé en position péri-médullaire, pour évaluer l'âge individuel chez les oiseaux (Klomp et Furness 1992, Brown 1994). Toutefois, comme elles ne sont pas directement comparables aux lignes déposées dans l'os périostique au point de vue du contexte de leur enregistrement dans l'os en croissance, nous n'en discuterons pas davantage ici.

Les travaux conduits depuis le début des années quatre vingt par le Dr. Robin Reid ont été fondamentaux pour mettre en évidence la grande fréquence et la vaste répartition des LACs dans l'os de dinosaure (Reid 1996, 1997a, b, inter alia). Leur présence a été utilisée par Reid (ibid.) en faveur d'une physiologie thermo-métabolique « dinosaurienne » qui aurait différé à la fois de celles des ectothermes et des endothermes actuels, conclusion également suggérée par Farlow (1990) et Ricqlès (1992), parmi d'autres.

Il est raisonnable d'admettre que les LACs avaient la même signification fonctionnelle générale chez les dinosaures que chez les organismes actuels, à savoir l'enregistrement des cycles annuels de croissance (Castanet et al. 1993, Klevezal 1996). Pourtant, nous souhaitons insister ici sur un fait souvent passé sous silence : la présence de LACs constitue un état de caractère plésiomorphe pour les tétrapodes. Leur présence dans l'os des dinosaures tend donc à suggérer un rapprochement avec une physiologie plésiomorphe (ectothermie « reptilienne ») qui n'est pas confirmée par d'autres aspects de l'histologie osseuse des dinosaures ni par les régimes de croissance qu'elle suggère (Horner et al. 1999). La présence de LACs chez les dinosaures semble constituer l'argument histologique primordial sur lequel Chinsamy, Reid et d'autres auteurs se fondent pour rejeter un régime métabolique chez les dinosaures plus comparable à celui des mammifères et oiseaux actuels qu'à celui des reptiles actuels. En d'autres termes, quand on a observé des LACs chez les dinosaures, il semble y avoir eu peu d'hésitations pour leur attribuer des restrictions métaboliques les assimilant à des régimes physiologiques « reptiliens » mais réciproquement quand ils ne présentent aucunes LACs (Chinsamy 1995, Chinsamy, Rich et Vickers-Rich 1998) on n'a pas proposé la conclusion opposée.

Ceci, outre le problème de la « preuve négative » (voir précédemment), peut se comprendre pour des raisons historiques puisque les LACs, depuis leur première description, ont été associées explicitement à « l'ectothermie » (Peabody 1961). Mais on sait maintenant qu'elles existent dans une douzaine d'ordres de mammifères, au moins (Klevezal 1996) et pas seulement chez des espèces de petites taille, ou vivant en milieu arctique ou aquatique, et pas seulement non plus dans la couche la plus externe du cortex (voir ci-dessous).

Chinsamy et al. (1995 : 571) ont discuté avec finesse le problème de l'inscription différente des lignes d'arrêt de croissance dans l'os des ecto- et des endothermes. Il est exact, comme ils le soulignent, que chez les endothermes à croissance rapide les LACs sont généralement confinées dans le « système fondamental externe » (SFE), la mince couche la plus externe du cortex déposé pendant l'âge adulte. En revanche, chez les ectothermes, elles s'enregistrent dans toute l'épaisseur du cortex en croissance, c'est-à-dire même pendant la phase de croissance juvénile la plus active (cf. Ricqlès 1980 figure 4 : 116). Pourtant, cette distinction n'est pas absolue et l'on connaît des endothermes chez qui les LACs ne sont pas confinées dans le système fondamental externe mais se sont apparemment aussi déposées dans toute l'épaisseur du cortex périostique en croissance (Amprino et Godina 1947 : *Didelphis, Macropus, Hystrix, Odoabaenus, Tragulus, Elephas, Papio* ; Smith 1960 : *Equus* ; Buffrénil et Collet 1983 : *Delphinus* ; Pascal et Castanet 1978 : *Felis* ; Pascal et Kovacs 1983 : *Lepus* ; Horner et al. 1999 : *Cervus* ; voir aussi les nombreuses données dans Klevezal 1996). On n'a jamais considéré tous ces mammifères comme des « ectothermes », pour autant que nous le sachions.

Quelle pourrait donc être la signification générale des LACs, resituée dans un contexte phylogénétique ? La présence de LACs semble plésiomorphe pour les ostéichthyens (au sens phylogénétique, soit inclusivement pour les tétrapodes, les amniotes, les synapsides, les reptiles, les archosaures et les dinosaures). À en juger par les organismes actuels, elles enregistrent les cycles annuels de croissance, probablement d'origine endogène (génétique) mais eux-mêmes contrôlés et synchronisés par les cycles et contraintes de l'environnement (Castanet et al. 1993). Les ectothermes à physiologie plésiomorphe ne pourraient répondre à ces contraintes externes (climatiques, en particulier) qu'en réduisant leur activité métabolique et en arrêtant leur croissance pendant les périodes écologiquement les plus défavorables du cycle annuel (correspondant à l'estivation ou à l'hibernation).

Cependant, comme le montre leur présence chez des mammifères et oiseaux actuels incontestablement endothermes, on ne peut plus considérer simplement les LACs comme des indices d'une « ectothermie » quelconque. Chez les endothermes, la formation de LACs pourrait donc indiquer une réponse de l'organisme à des *indices* fournis par les cycles environnementaux, plutôt qu'une réponse à des *contraintes* environnementales inéluctables. On pourrait un peu comparer la situation à celle des angiospermes à feuilles caduques qui sous climat chaud et constant ne sont plus dans la nécessité physiologique absolue d'arrêter leur croissance à cause du froid hivernal, mais marquent néanmoins un cycle annuel. Chez les archosaures du Mésozoïque, les LACs pourraient bien être l'expression, comme chez les mammifères actuels, de l'adaptation fine d'une physiologie endotherme aux indicateurs environnementaux écologiquement pertinents, plutôt que l'expression d'une physio-

logie « ectotherme » intrinsèquement contrainte, du fait de ses caractéristiques, à interrompre la croissance pendant la mauvaise saison, selon un processus de tout ou rien (Horner et al. 1999).

Ceci posé, la découverte de LACs chez les oiseaux du Mésozoïque soulève vraiment un problème intéressant. Dans le fémur des Énanthiornites s'observent 4 à 5 LACs disposées dans toute l'épaisseur du cortex (Chinsamy et al. 1994, 1995). Selon les données publiées, il semblerait toutefois que ces lignes ne suivent pas, dans le cortex, le patron régulier généralement observé pour des lignes d'arrêt de croissance annuelles, à savoir un resserrement progressif entre elles vers la périphérie du cortex, témoignant du ralentissement progressif de la croissance en épaisseur au cours de la vie. Si ces lignes ont vraiment enregistré des cycles annuels, elles suggèrent alors des changements erratiques étranges du taux de croissance d'une année à l'autre.

L'unique LAC observée chez *Patagopteryx* semble délimiter deux régions du cortex à vitesse de croissance assez élevée, et qui pourraient bien être en discordance l'une par rapport à l'autre (Chinsamy et al. 1994 figure a = Chinsamy et al. 1995 figure 5). Autrement dit, l'unique « ligne d'arrêt de croissance » pourrait bien constituer en fait une « ligne de résorption » sous périostée, peut être associée au modelage général de croissance (Enlow 1963) ou même à un événement exceptionnel et non récurrent (Castanet et al. 1993 : 258), et donc sans avoir dans ce cas une signification temporelle manifeste (voir e.g. Ricqlès 1980).

Mais même en acceptant l'interprétation des auteurs selon laquelle tous les « anneaux de croissance » découverts chez les oiseaux du Mésozoïque sont véritablement des LACs avec une claire signification annuelle, cela ne démontrerait quand même pas « l'ectothermie » chez ces oiseaux. Comme l'existence « d'anneaux de croissance » ou de LACs et structures similaires a été clairement démontrée chez nombre de mammifères et oiseaux actuels tous endothermes (voir ci-dessus), la simple *présence* de telles structures dans un os fossile ne peut être tenue à *elle seule*, comme un index fiable de la physiologie thermo-métabolique (et de l'âge individuel) de l'organisme dont il provient. Il est exact, comme on l'a souligné, que les travaux pionniers dans ce domaine (Peabody 1961) pouvaient donner prise à ces espoirs mais les recherches ultérieures (e.g. Castanet et al. 1993, Klevezal 1996, Horner et al. 1999) ont bien montré combien le problème était complexe.

En résumé, les descriptions histologiques des structures osseuses observées chez des oiseaux du Crétacé présentées par les auteurs (Chinsamy et al. 1994, 1995, Chinsamy, Martin et Dodson 1998 ; Zhang et al. 1998) peuvent être techniquement correctes mais on ne peut pas, pour autant, éliminer les interprétations alternatives à celles qu'ils proposent concernant leur signification quant à l'évolution générale de la physiologie thermo-métabolique chez les archosauriens non aviens et chez les oiseaux eux mêmes.

5.4. L'intégration des données : « scénarios » et « stratégies »

Sur la base de données taphonomiques, Chiappe a admis (1995 : 353) qu'*Archaeopteryx* et les premiers oiseaux, en particulier *Confuciusornis*, avaient d'assez faibles vitesses de croissance et une forte longévité avant d'atteindre l'état

adulte. Cette interprétation suggérerait à son tour des taux métaboliques significativement moins élevés que chez les oiseaux plus dérivés et, par implication, des taux métaboliques également peu élevés chez les « ancêtres » des oiseaux, les dinosaures non aviens. La donnée essentielle en faveur de cette interprétation est la différence de taille corporelle, bien souvent soulignée, entre les divers spécimens connus d'*Archaeopteryx*. On considère en effet que la structure de l'échantillon disponible suggère fortement un échantillonnage taphonomique au hasard au sein de nombreuses classes d'âge, constituant peut être des cohortes annuelles dans une espèce à croissance lente et longévive, plutôt que dans une espèce à croissance rapide avec une taille corporelle peu variable chez l'adulte. Les fortes différences de taille corporelle parmi les centaines de spécimens de *Confuciusornis* exigeraient la même interprétation (Luis Chiappe, comm. orale, Septembre 1998). Cette interprétation est dans l'ensemble conforme aux données histologiques telles que rapportées et interprétées par Chinsamy et al. (1994, 1995) et Chinsamy, Martin et Dodson (1998) pour suggérer une origine tardive de l'endothermie tachymétabolique chez les oiseaux qui ne serait pas apparu chez eux avant le clade des Ornithurae (figure 2).

Cette argumentation mérite une sérieuse étude critique. D'abord, (1) pour les besoins de la discussion, on peut faire remarquer que l'interprétation selon laquelle tous les exemplaires connus d'*Archaeopteryx* appartiennent à la même espèce biologique et constituent donc bien de ce fait *une série de croissance biologiquement significative* n'a pas été démontrée à la satisfaction générale. En outre, il se pourrait bien qu'une telle démonstration dépasse le pouvoir de résolution de la seule morphologie osseuse et il convient de souligner à ce propos que si des critères histologiques pouvaient être jamais employés dans ce cas, ils constitueraient de puissants outils pour résoudre le problème (Padian et al. 1995). Quoiqu'il en soit, il n'en demeure pas moins qu'entre espèces biologiques étroitement apparentées, la taille corporelle peut constituer à elle seule le caractère squelettique le plus discriminant et que cette interprétation ne peut être absolument écartée pour les spécimens d'*Archaeopteryx*. Selon ce point de vue, certains parmi les sept squelettes connus pourraient donc appartenir à des espèces biologiques proches mais différant les unes des autres par la taille. Des anatomistes compétents ont même proposé de subdiviser le Genre *Archaeopteryx* en plusieurs taxons au niveau spécifique ou même générique (e.g. Petronievics 1927, voir Howgate 1984). S'il en était ainsi, il est clair que l'argument d'un faible taux de croissance dans une série ontogénique ne pourrait s'appliquer.

Deuxièmement (2) même en admettant que l'hypothèse d'une série de croissance au sein d'une (meta) species soit correcte, il ne s'en suit pas nécessairement que cela fournisse une compréhension de la dynamique de croissance dans cette espèce. Certes, les considérations « statistiques » – sur sept spécimens connus – semblent suggérer que l'échantillonnage au hasard de plusieurs spécimens immatures relativement à un seul adulte potentiel soit plus vraisemblable dans une espèce à croissance lente, avec beaucoup d'immatures dans la population, que dans une espèce à croissance rapide avec beaucoup d'adultes dans la population. Cela semble logique mais on n'a aucun contrôle des possibles biais d'échantillonnages écologiques et taphonomiques en faveur des juvéniles dans le lagon de Solenhofen tandis que le très faible nombre de spécimens interdit une réelle analyse statistique. Des facteurs variés tels que la saisonnalité peuvent aussi biaiser énormément l'échantillonnage : ainsi les

structures de populations pourraient varier au cours du cycle annuel avec des valeurs saisonnières différentes du ratio entre juvéniles et adultes dans la population, etc.

Troisièmement (3), et sans même tenir compte de ces incertitudes, une structure de population comprenant de nombreux immatures relativement aux adultes n'est pas un corrélat nécessaire de l'« ectothermie » ni même d'une croissance lente. Des courbes de survie variées ont évolué aussi bien chez les endothermes que chez les « ectothermes » et celles-ci paraissent beaucoup plus liées à des stratégies adaptatives spécifiques qu'au régime thermo-métabolique général des organismes (Castanet 1986–87 ; 1994). La seule corrélation qui semble avoir valeur générale à cet égard, au moins chez les organismes actuels, serait la prépondérance de courbes de croissance « finies » et « indéfinies » respectivement chez les endo- et les « ectothermes » (Bourlière 1980). Toutefois, la condition réelle chez des organismes fossiles potentiellement intermédiaires à cet égard doit demeurer pour le moment une question ouverte.

De plus (4), même en admettant que les spécimens connus d'*Archaeopteryx* constituent bien une série de croissance biologiquement significative, celle-ci pourrait s'interpréter au mieux comme celle d'un endotherme à croissance rapide (Houck et al. 1990). Enfin (5), tous les arguments ci-dessus peuvent aussi s'appliquer directement au cas de *Confuciusornis*, avec la possibilité additionnelle d'un contrôle statistique. Il est d'ailleurs à signaler que certains spécimens jusqu'ici rapportés à *Confuciusornis sanctus* viennent d'être réinterprétés comme constituant un nouveau genre : *Changchengornis* (Ji et al. 1999).

Nous concluons de cette discussion que, tous critères histologiques mis à part, il n'y a pas de preuves taphonomiques et anatomiques contraignantes imposant d'interpréter *Archaeopteryx* et *Confuciusornis* comme des organismes à croissance lente et à forte longévité, et – par implication – qui auraient conservé une physiologie thermo-métabolique plésiomorphe (« ectothermie ») qu'ils auraient partagé avec les dinosaures non aviens.

Si nous considérons à présent les données histologiques, la connaissance préliminaire de certains petits théropodes coureurs (e.g. Chinsamy 1990 : *Syntarsus*, *Coelophysis*, Varicchio, 1993 : *Troodon*, etc.), ne contredit nullement l'idée qu'il s'agissait d'organismes actifs et à croissance rapide, potentiellement endothermes, tandis que l'étude histologique d'autres groupes moins dérivés de dinosaures non aviens (Ornithopodes, par exemple) soutient l'interprétation de ces organismes comme physiologiquement « intermédiaires » (Reid 1997a, b) ou même comme présentant une sorte d'endothermie modérée ou « latente » (Farlow 1990), ces interprétations étant « minimalistes ». Cela suggère fortement qu'une certaine forme d'endothermie est plésiomorphe pour les oiseaux et qu'ils l'ont héritée de dinosaures non aviens. Cette interprétation s'accorde parfaitement avec ce qui est connu de l'histologie osseuse de *Confuciusornis* (Zhang et al. 1998, Horner et al. travaux inédits) en dépit des conclusions des auteurs eux-mêmes. En effet, Zhang et al. (ibid. p. 134) suggèrent bien une physiologie endotherme pour *Confuciusornis* mais, apparemment influencés par la situation chez les Énanthiornites telle que décrite par Chinsamy et al. (1994, 1995) suggèrent curieusement un ancêtre commun avien encore ectotherme des Énanthiornites et de *Confuciusornis*.

Prenant en compte l'ensemble des arguments précédents, il nous apparaît que les données actuellement disponibles cadrent mieux avec une autre vision de l'évolution de la physiologie thermo-métabolique chez les oiseaux primitifs (Ricqlès et al. 1999, soumis) que celle postulée par Chiappe (1995), et d'autres (Chinsamy et al. 1994, 1995 ; Chinsamy, Martin et Dodson 1998 ; Zhang et al. 1998). Pour nous, la répartition des types de tissus osseux parmi les archosauriens, confrontée au cladogramme, indique clairement que les premiers oiseaux étaient des organismes déjà endothermes et qu'ils ont hérité de ce trait physiologique dérivé à partir de dinosaures non aviens (Ricqlès et al. 1999 soumis). Dans ces conditions, quelle interprétation alternative conviendrait-il de proposer pour les données histologiques rapportées par les auteurs chez certains oiseaux du Crétacé ?

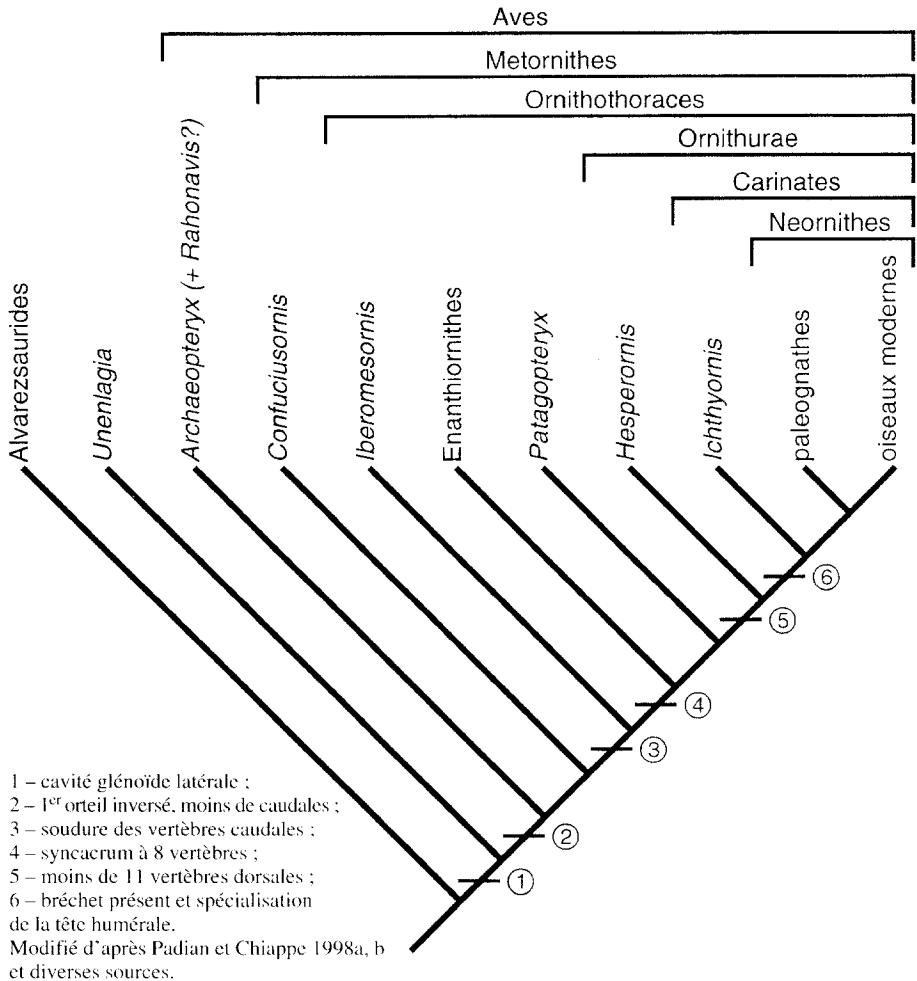


Figure 2. Essai d'analyse phylogénétique des oiseaux incluant les groupes basaux Jurassiques et Crétacés. Quelques apomorphies diagnostiques des groupes monophylétiques sont précisées ci-dessus.

L'apogée de la transition entre dinosaures non aviens et oiseaux selon les cladogrammes « Ostromiens » recouvre deux étapes : d'une part la différenciation d'« oiseaux de base » comprenant *Archaeopteryx* (nœud Aves dans le cladogramme de Chiappe 1995), d'autre part la différenciation d'oiseaux plus adaptés au vol battu et au percher (nœud Ornithothoraces in idem), voir *figure 2*. Dans son ensemble, cette transition a impliqué des transformations significatives dans les proportions corporelles, spécialement aux membres antérieurs, impliquant des changements allométriques et probablement allochroniques, tout cela dans un contexte général de réduction de la taille corporelle (Zhou et Hou 1998) qui pourrait bien s'être réalisée au travers d'hétérochronies variées (e.g. Thulborn 1985). Dans ce contexte, la réduction de la taille corporelle pourrait s'être réalisée, par exemple, par sélection de taux de croissance plus faibles à longévité constante, une circonstance qui entraînerait des transformations importantes de l'histologie de l'os primaire d'apposition, sans nécessairement modifier la physiologie métabolique générale des organismes (e.g. McNab 1978). Réciproquement, des taux de croissance élevés pourraient avoir été conservés, avec une ontogénie tronquée. S'il en a été ainsi, de telles circonstances, ou d'autres phénomènes hétérochroniques comparables (Ricqlès et al. 1999 soumis) pourraient rendre compte d'un spectre plus ou moins étendu de différences histologiques entre dinosaures coureurs non aviens et oiseaux primitifs qui seront éventuellement mises en évidence, sans qu'il soit nécessaire de considérer des taux métaboliques bas dans l'un ou l'autre groupe ou dans les deux.

Bien qu'il nous paraisse hautement irréaliste de considérer les Énanthiornites comme « ectothermes » puisqu'ils possédaient manifestement des plumes, il est très possible, et même probable, qu'ils différaient des Ornithurae par certains aspects de leur physiologie thermo-métabolique et/ou développementale. Il se pourrait bien que pendant le Crétacé, certains Énanthiornites, au moins, exploitèrent des niches écologique « à basse énergie » tout en demeurant dans le cadre général de la physiologie avienne endotherme, comme par exemple les marsupiaux et les tenrecs parmi les mammifères actuels (e.g. Crompton et al. 1978), avec peut être une croissance lente et prolongée. En ce sens seulement, nous rejoignons les conclusions de Chinsamy et al. (1994, 1995). En revanche, à en juger (1) par la répartition générale des types de tissus osseux chez les archéosaures dans leur ensemble et en tenant compte de la signification fonctionnelle de ces tissus, et (2) en acceptant une phylogénie « Ostromienne » pour l'origine des oiseaux, il s'en suit que la croissance lente chez quelques spécimens d'Énanthiornites du Crétacé supérieur apparaît comme une spécialisation secondaire propre à ce clade, sans signification générale pour l'évolution de la physiologie thermo-métabolique de la lignée avienne dans son ensemble, comme le suggèrent d'ailleurs les données histologiques préliminaires concernant *Confuciusornis*.

En fin de compte, si nous intégrons à ce schéma les découvertes nouvelles de « dinosaures emplumés » (*Protoarchaeopteryx robusta* et *Caudipteryx zoui* : Ji et al. 1998, *Beipiaosaurus inexpectatus* : Xu, Tang et Wang 1999 ; *Sinornithosaurus milleni* : Xing, Wang et Wu, 1999, et – avec tous les doutes de rigueur quant à l'authenticité de ce fossiles « *Archaeoraptor liaoningensis* » : Sloan 1999), en admettant en particulier que *Protoarchaeopteryx* et *Caudipteryx* se branchent véritablement sur le cladogramme à des nœuds basaux par rapport à *Archaeopteryx* (*figure 2*), ils appor-

teraient bien une preuve nouvelle, et pour nous décisive, que la transition dinosaures non aviens – oiseaux s'est véritablement effectuée parmi des organismes qui étaient déjà tous endothermes.

6. CONCLUSIONS

Si l'on garde à l'esprit les nombreuses causes qui interfèrent pour déterminer la diversité structurale locale du tissu osseux (par ex. Ricqlès 1979), nous suggérons les plus grandes précautions avant d'étendre les données histologiques actuellement disponibles à des interprétations générales de l'évolution de la physiologie thermo-métabolique et des aspects concomitants concernant la dynamique de la croissance chez les archosauriens aviens du mésozoïque. En effet les seules données histologiques primaires jusqu'à présent disponibles ne sont constituées, pour autant que nous le sachions, que de quelques lames minces.

Selon nous, les données histologiques publiées sur *Patagopteryx* n'offrent aucune preuve que la dynamique de sa croissance osseuse diffèrait de façon vraiment marquée de celle des oiseaux modernes de taille comparable. En revanche, l'histologie des fémurs d'Énanthiornites suggère vraiment une faible vitesse de croissance mais n'offre tout simplement pas de présomptions en faveur d'une physiologie endotherme, plutôt que des preuves d'une physiologie « ectotherme » dans ce groupe. Comme les types de tissus osseux observés chez les Énanthiornites sont également connus chez des endothermes et comme le concept d'« ectothermie » (contrairement à celui d'endothermie) est condamné par sa plésiomorphie intrinsèque, utiliser la présence de tissus à croissance lente et de lignes d'arrêt de croissance pour inférer une physiologie « ectotherme » (quelle que soit son sens précis) chez tous les oiseaux non ornithurés (et par implication chez tous les dinosaures non aviens) est une démarche qui n'est soutenue que par des preuves négatives.

En toute honnêteté, nous insistons bien, à ce sujet, sur le fait que Chinsamy et al., (1994, 1995) n'ont jamais prétendu que les Énanthiornites étaient ectothermes, mais seulement « qu'ils n'avaient pas une physiologie avienne typique » (1995 : p. 572). Nous pouvons nous accorder sur ce point mais dans quelle mesure cette situation exprimerait une condition physiologique générale plésiomorphe pour l'ensemble des oiseaux du Mésozoïque est une toute autre question. *Callithrix* ne devrait-il plus être considéré comme un primate endotherme du fait de son histologie osseuse apparemment « ectotherme » ?

Les travaux histologiques « opportunistes » (au sens de Ricqlès 1993) en cours concernant des « taxons de transition » qui semblent occuper des positions clés sur le cladogramme (e.g. Deinonychosaures, Troodontides, Oviraptorides, Dromaeosaurides, Alvarezsaurides, *Unenlagia*, *Rahonavis*, etc., voir figure 2) permettront peut-être de tester les hypothèses générales concernant l'évolution de la physiologie thermo-métabolique, les dynamiques de croissance et l'origine de l'endothermie avienne. Cependant, compte tenu de la variabilité intrinsèque bien connue des tissus osseux, il serait particulièrement intéressant de pouvoir mener une étude histologique « intensive » complète du squelette d'un oiseau basal, et de formes apparentées, dès que cela sera possible. C'est probablement le seul moyen d'obtenir l'ensemble des données indispensables pour formuler des conclusions paléobiologiques solides sur la base des seuls critères paléohistologiques.

Remerciements

Ce travail doit beaucoup aux collaborations multiples conduites depuis des années sur l'histologie osseuse des archosauriens fossiles avec le Professeur Kevin Padian (University of California, Berkeley), et le Professeur John Horner (University of Montana, Bozeman). Je remercie sincèrement mes collègues au sein de notre équipe associée (UMR 85 70), en particulier le Professeur Jacques Castanet (Université Paris 6) dont les recherches comparatives et expérimentales sur l'histologie osseuse des oiseaux menées avec le Dr. Jorge Cubo (dans le cadre du séjour postdoctoral de celui-ci) m'ont été fort utiles. le Dr. Hélène Francillon-Vieillot et Madame Marie-Madeleine Loth (Université Paris 7) ainsi que le Dr. Michel Laurin (CNRS) m'ont également apporté beaucoup par leurs relectures critiques, suggestions et aide matérielle. Je remercie le Collège de France de son soutien pour ma participation au Colloque « *New perspectives on the Origin and early evolution of Birds* » et à l'exposition « *The feathered dinosaurs of China* » organisés en l'honneur du Professeur John Ostrom par l'Université de Yale (Peabody Museum), les 12–14 février 1999. Le Professeur Crampton et le Dr. Tomasz Owerkowicz (MCZ, Université Harvard) m'ont fait bénéficier de leur expérience de l'histologie et de la biomécanique avienne lors de stimulantes conversations. Les discussions avec le Professeur Paul Maderson (Brooklyn College) lors de son séjour de Professeur invité au Collège de France (automne 1999) ont été particulièrement stimulantes. Bien entendu, aucune des personnes ou Institutions ci-dessus ne peut être tenue pour responsable des opinions, inexactitudes ou erreurs présentes dans ce travail.

RÉFÉRENCES

- [1] Amprino R., La structure du tissu osseux envisagée comme expression de différences dans la vitesse de l'accroissement, *Arch. Biol.* 58 (1947) 315–330.
- [2] Amprino R., Godina G., Osservazioni sui processi di rimaneggiamento strutturale della sostanza compatta della ossa lunghe degli Ucelli corridori, *Anat. Anz.* 95 (1944–45) 191–214.
- [3] Amprino R., Godina G., La struttura delle ossa nei vertebrati. Ricerche comparative negli anfibi e negli amnioti, *Comment. Pont. Acad. Sci.* XI 9 (1947) 329–464.
- [4] Bakker R.T., The superiority of dinosaurs, *Discovery* 3 (2) (1968) 11–22.
- [5] Bakker R.T., Ecology of the Brontosaurus, *Nature* 229 (1971a) 172–174.
- [6] Bakker R.T., Dinosaurs physiology and the origin of Mammals, *Evolution* 25 (4) (1971b) 636–658.
- [7] Bakker R.T., Anatomical and ecological evidences of endothermy in Dinosaurs, *Nature* 238 (1972) 81–85.
- [8] Bakker R.T., Dinosaur heresy – dinosaur renaissance: why we need endothermic Archosaurs for a comprehensive theory of Bioenergetic Evolution, in *A cold look at the Warmblooded Dinosaurs*, (R.D.K. Thomas, Olson E.C. Ed.) AAAS Symposium 28, Westview Press, Boulder, Co, 1980, pp. 351–462.
- [9] Bakker R.T., *The dinosaur heresies: new theories unlocking the mystery of the dinosaurs and their extinction.* William Morrow N.Y., 1986.

- [10] Bakker R.T., Galton P.M. Dinosaur monophyly and a new Class of Vertebrates, *Nature* 248 (1974) 168–172.
- [11] Bligh J., Johnson K.G., Glossary of terms for thermal physiology, *J. Applied Physiol.* 35 (1973) 941–961.
- [12] Bock W.J., The role of adaptive mechanisms in the origin of the higher levels of organization, *Syst. Zool.* 14 (1965) 272–287.
- [13] Bock W.J., Arboreal origin of avian flight, in Padian K. (Ed.), *The origin of birds and the evolution of flight*, Mem. Calif. Acad. Sci. 8 (1986), pp. 57–72.
- [14] Bourlière F., La périodicité de la croissance dans le monde animal et son intérêt écologique, in : *La croissance périodique, son retentissement sur les structures squelettiques et ses applications écologiques*, Bull. Soc. Zool. Fr. 105 (2) (1980) 273–387.
- [15] Brown C.R., Ageing of Red Bishops from endosteal layers in their bones, *Ostrich* 65 (3–4) (1994) 334–337.
- [16] Bryant H.N., Russell A.P., The role of phylogenetic analysis in the inference of unpreserved attributes of extinct taxa, *Phil. Trans. Roy. Soc. London B* 337 (1992) 405–418.
- [17] Buffrenil V. de, Collet A., Données méthodologiques sur l'emploi de la technique squelettochronologique chez le Dauphin commun (*Delphinus communis* L.), *Ann. Sc. Nat. Zool.* 13^e ser 5 (1983) 269–285.
- [18] Castanet J., La squelettochronologie chez les Reptiles III Applications, *Ann. Sci. Nat. Zool.* 13^e ser 8 (1986–87) 157–172.
- [19] Castanet J., Age Estimation and Longevity in Reptiles, *Gerontology* 40 (1994) 174–192.
- [20] Castanet J., Francillon Vieillot H., Meunier F.J., Ricqlès A. de, Bone and individual aging, in B.K. Hall (Ed.), *Bone*, Vol. 7, *Bone growth*, 353 p. CRC Press, Boca Raton, FL, 1993, pp. 245–283.
- [21] Castanet J., Grandin, Abourachid A., Ricqlès A. de, Expression de la dynamique de croissance de l'os périostique chez *Anas platyrhynchos*, *C.R. Acad. Sci. Paris* 319 (1996) 301–308.
- [22] Chen P.J., Dong Z.M., Zhen S.N. An exceptionally well preserved theropod dinosaur from the Yixian Formation of China, *Nature* 391 (1998) 147–152.
- [23] Chiappe L.M., The first 85 million years of avian evolution, *Nature* 378 (1995) 349–355.
- [24] Chinsamy A., Physiological implications of the bone histology of *Syntarsus rhodesiensis* (Saurischia: Theropoda) *Paleontol. Africana* 27 (1990) 77–82.
- [25] Chinsamy A., Dinosaur bone histology: implications and inferences, in: Rosenberg G.D., Wolberg D.L. (Ed.), *Dino Fest. Paleontol. Society Special Publ.* 7, 1994, pp. 213–227.
- [26] Chinsamy A., Ontogenetic changes in the bone histology of the Late Jurassic Ornithomimid *Dryosaurus lettowvorbecki*, *J. Vert. Paleontol.* 15 (1) (1995) 96–104.
- [27] Chinsamy A., Chiappe L. M., Dodson P., Growth rings in Mesozoic birds, *Nature* 368 (1994) 196–197.
- [28] Chinsamy A., Chiappe L. M., Dodson P., Mesozoic avian bone microstructure: physiological implications, *Paleobiology* 21 (4) (1995) 561–574.
- [29] Chinsamy A., Martin L.D., Dodson P., Bone microstructure of the diving *Hesperornis* and the volant *Ichthyornis* from the Niobrara Chalk of western Kansas, *Cretaceous Research* 19 (1998a) 225–235.

- [30] Chinsamy A., Rich T., Vickers Rich P., Polar dinosaur bone histology, *Journ. Vert. Pal.* 18 (1998) 385–390.
- [31] Colbert E.H., Cowles R.B., Bogert C.M., Temperature tolerance in the american alligator and their bearing on the habits, evolution and extinction of the dinosaurs, *Bull. Amer. Mus. Hist. Nat.* 86 (1946) 327–374.
- [32] Colbert E.H., Cowles R.B., Bogert C.M., Rates of temperature increase in the dinosaurs, *Copeia* 2 (1947) 141–142.
- [33] Crompton A.W., Taylor C.R., Jagger J. A., Evolution of homeothermy in mammals, *Nature* 272 (1978) 333–336.
- [34] Currey J.D., The histology of the bone of a prosauropod dinosaur, *Paleontology* 5 (1962) 238–246.
- [35] Currie P.J., Padian K. (Eds.), *Encyclopedia of Dinosaurs*, Acad. Press. San Diego, Ca, 1997, 867 p.
- [36] Dal Sasso C., Signore M., Exceptional softtissue preservation in a theropod dinosaur from Italy, *Nature* 392 (1998) 383–387.
- [37] de Beer G.R., *Archaeopteryx lithographica. A study based upon the British Museum specimen*, British Museum (Natural history), London, 1954.
- [38] Enlow D.H., *Principles of bone remodelling*, Thomas, Springfield, Il., 1963, 131 p.
- [39] Enlow D.H., Brown S.O., A comparative histological study of fossil and recent bone tissues, Part 1 Texas, *J. Sci.* 8 (4) (1956) 405–443; Part 2 id., (1957) 9 (2): 186–214; Part 3 id., (1958) 10 (2) 187–230.
- [40] Farlow J.O., Dinosaur paleobiology: dinosaur energetics and thermal biology, in: Weishampel D.B., Dodson P., Osmolska H. (Eds.), *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, Ca, 1990, pp. 43–55.
- [41] Feduccia A., Dinosaurs as reptiles *Evolution* 27 (1) (1973) 166–169.
- [42] Feduccia A., Endothermy, Dinosaurs and Archaeopteryx, *Evolution* 28 (3) (1974) 503–504.
- [43] Feduccia, On why the dinosaur lacked feathers, in *The Begining of birds Proceedings of the international Archaeopteryx conference*, in: Hecht M.K., Ostrom J.H., Viohl.V., Wellnhofer P. (Eds.), *Freunde des JuraMuseums, Eichstätt*, 1985, pp. 75–79.
- [44] Feduccia A., *The origin and evolution of birds*. Yale Univ. Press, New Haven and London, 1996, 420 p.
- [45] Foote J.S., A contribution to the comparative histology of the femur. *Smiths. Contrib. Knowledge.* 35 (3) (publ. 2382), Washington D.C. (1916) 1–242.
- [46] Forster C.A., Sampson S.D., Chiappe L.M., Krause D.W., The Theropod Ancestry of Birds: New Evidence from the late Cretaceous of Madagascar, *Science* 279 (1998) 1915–1919.
- [47] Francillon Vieillot H., Buffrénil V. de, Castanet J., Géraudie J., Meunier F.J., Sire J.Y., Ricqlès A. de, Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues in: Carter J.G. (Ed.), *Skeletal Biomineralizations: Patterns, Process and Evolutionary Trends*. Vol 1. Van Nostrand Reinhold, NY, 1990, pp. 471–530.
- [48] Gauthier J.A., Saurischian monophyly and the origin of birds, in: Padian K. (Ed.), *The origin of birds and the evolution of flight*. *Mem. Calif. Acad. Sci.* (8) 98, 1986, 1–55,
- [49] Gierlinski G., Featherlike impressions in a Theropod resting trace from the Lower Jurassic of Massachusetts, in: Morales M. (Ed.), *The Continental Jurassic Museum of Northern Arizona Bulletin* 60 (1997) 179–184.

- [50] Gould S.J., Vrba E.S., Exaptation A missing term in the science of form, *Paleobiology* 8 (1982) 4–15.
- [51] Halstead L.B., *The evolution and ecology of the dinosaurs*. Peter Lowe, London, 1975, 116 p.
- [52] Hecht M.K., Ostrom J. H., Viohl V., Wellnhofer P. (Ed.), *The beginnings of Birds*. Freunde des JuraMuseums, Eichstätt, 1985.
- [53] Heilmann G., *The origin of birds*, Withersby, London, 1926, 208 p.
- [54] Horner J. R., Ricqlès A. de, Padian K., Variation in dinosaur skeletochronological indicators: implication for age assessment and physiology. *Paleobiology* 25 (3) (1999) 295–304.
- [55] Hou L.H., Zhou Z., Martin L.D., Feduccia A., A beaked bird from the Jurassic of China, *Nature* 377 (1995) 616–618.
- [56] Houck M.A., Gauthier J.A., Strauss R.E., Allometric scaling in the earliest fossil bird, *Archaeopteryx lithographica*, *Science* 247 (1990) 195–198.
- [57] Houde P., Ostrich ancestors found in the Northern Hemisphere suggest new hypothesis of ratite origins, *Nature* 324 (1986) 563–565.
- [58] Houde P., Histological evidence for the systematic position of *Hesperornis* (Odonornithes: Hesperornithiformes) *Auk* 104 (1987) 125–129.
- [59] Houde P., Paleognathous birds from the Early tertiary of the Northern hemisphere, *Nuttal Ornithol. Club Publ.* 22., in: Raymond A., Paynter Jr. (Ed.), Cambridge, Ma, 1988, 148 p.
- [60] Howgate M.E., The teeth of *Archaeopteryx* and a reinterpretation of the Eichstätt specimen, *Zool. J. Linnæan Soc.* 82 (1984) 159–175.
- [61] Huxley T.H., On the animals which are most nearly intermediate between birds and reptiles, *Ann. Mag. Nat. Hist.* 2 (1868) 66–75.
- [62] Huxley T.H., Further evidence on the affinity between the Dinosaurian Reptiles and Birds, *Proc. Geol. Soc. London* 26 (1) (1870) 12–31.
- [63] Jensen J.A., Fossil eggs from Utah and a concept of surviving feathered reptiles. *Proceed. Utah Acad. Sciences, Arts, Letters* 46 (1) (1969) 124–133.
- [64] Jepsen G.L., Riddles of the terrible Lizards, *Amer. Scientist* 52 (1964) 227–246.
- [65] Ji Qiang., Currie Ph.J., Norell M.A., Ji S.A., Two feathered dinosaurs from north-eastern China, *Nature* 393 (1998) 753–761.
- [66] Ji Qiang, L.M. Chiappe, Ji S.A., A new late Mesozoic Confuciusornithid bird from China, *Journal. Vert. pal.* 19 (1) (1999) 1–7.
- [67] Klevezal G.A., *Recording structures of Mammals Determination of age and Reconstruction of Life History*, Balkema, Rotterdam, 1996, 274 p.
- [68] Klevezal G.A., Kallar Sallas A.V., Kirpichev S.P., Determination of age in birds by layers in the periosteal bone, *Zool. Zhurnal (en russe)* 51 (1972) 1726–1730.
- [69] Klomp N.I., Furness R.W., A technique which may allow accurate determination of the age of adult birds, *Ibis* 134 (1992) 245–249.
- [70] Koubek K., Hrabek V., Estimating the age of male *Phasianus colchicus* by bone histology and spur length, *Folia Zool.* 33 (1984) 303–313.
- [71] Lauder G.V., On the inference of function from structure in Functional morphology in vertebrate paleontology, in: Thomasson J.J. (Ed.), Cambridge Univ. Press, 1995, pp. 118.
- [72] Lewis J.C., Periosteal layers do not indicate ages of sandhill cranes, *J. Wildlife Management* 43 (1979) 269–271.

- [73] Lowe P.R., On the relationships of the Sthruationes to the Dinosaurs and to the rest of the avian class, with special reference to the position of Archaeopteryx, *Ibis* 5 (2) (1935) 398–432.
- [74] Mc Nab B.K., The evolution of endothermy in the phylogeny of mammals. *Am. Nat.* 112 (1978) 1–21.
- [75] Meister W., Changes in histological structure in the long bones of birds during the molt. *Anat. Record* 111 (1) (1951) 1–21.
- [76] Meister W., Histological structures of the long bones of Penguins *Anat. Record* 143 (1962) 377–386.
- [77] Nelson R.C., Bookhout A.T., Counts of periosteal layers invalid for aging Canada geese, *J. Wildlife Management* 44 (1980) 518–521.
- [78a] Ostrom J.H., Osteology of *Deinonychus antirrhopus* an unusual theropod from the Cretaceous of Montana, *Bull. Peabody Mus. Nat. Hist.* 30 (1969) 1–165.
- [78b] Ostrom J.H., Terrestrial vertebrates as indicators of Mesozoic climates. *North Amer. Paleont. Convention Chicago 1969 Proceed. D*, 1970, 347–376.
- [79] Ostrom J.H., On the origin of Archaeopteryx and the ancestry of birds, in: Lehman J.P. (Ed.), *Problèmes actuels de Paléontologie, Evolution des Vertébrés*, Coll. Internat. CNRS 218, Vol. II, Paris, 1975, pp. 519–532.
- [80] Ostrom J.H., Archaeopteryx and the origin of birds, *Biol. J. Linnean Soc.* 8 (1976) 91–182.
- [81] Ostrom J.H., Bird flight: how did it begin? *Amer. Scientist* 67 (1979) 46–56.
- [82] Padian K., Macroevolution and the origins of major adaptation: vertebrate flight as a paradigm for the analysis of patterns, *Proceeds third N.A. Paleontol. Convention*. 2 (1982) 387–392.
- [83] Padian K. (Ed.), *The origin of birds and the evolution of flight*, *Mem. Calif. Acad. Sci* 8, 1986, 98 p.
- [84] Padian K., Stages in the origin of bird flight: beyond the arboreal-cursorial dichotomy. (soumis pour) *New perspectives on the origin and early evolution of birds (John Ostrom Festschrift Volume)*, J. Gauthier, New Haven, 1999.
- [85] Padian K., Chiappe L.M., The origin of Birds and their flight, *Scientific Am.* (1998a) 28–37.
- [86] Padian K., Chiappe L.M., The origin and early evolution of birds, *Biol. Rev.* 73 (1998b) 1–42.
- [87] Padian K., Ricqlès A. de, Horner J.R., Bone histology determines identification of a new fossil taxon of Pterosaurs (Reptilia: Archosauria), *C.R. Acad. Sci Paris* 320 (ser IIa) (1995) 77–84.
- [88] Pascal M., Castanet J., Méthodes de détermination de l'âge chez le chat haret des îles Kerguelen, *La Terre et la Vie* 32 (1978) 529–555.
- [89] Pascal M., Kovacs G., La détermination de l'âge individuel chez le lièvre européen par la technique squeletteochronologique, *La Terre et la Vie* 37 (1983) 171–186.
- [90] Peabody Fr. E., Annual growth zones in living and fossil Vertebrates, *J. Morphol.* 108 (1961) 11–62.
- [91] Petronievics B., Nouvelles recherches sur l'ostéologie des Archaeornithes, *Ann. Paléontol.* 41 (1927) 39–55.
- [92] Regal P.J., The evolutionary origins of feathers, *Quarterly Rev. Biol.* 50 (1) (1975) 35–66.

- [93] Regal P.J., Common sense and reconstructions of the biology of fossils: Archaeopteryx and feathers, in: Hecht M.K., Ostrom J. H., Viohl G., Wellnhofer P. (Ed.), *The beginning of birds. Proceedings of the international Archaeopteryx conference*, Freunde des JuraMuseums, Eichstätt, 1985, pp. 6774.
- [94] Reid R.E.H., Bone histology of the ClevelandLloyd Dinosaurs and of Dinosaurs in general, part 1: introduction: Introduction to Bone Tissues, *Brigham Young University Geol. Studies* 41 (1996) 25–71.
- [95] Reid, How dinosaur grew, in: Farlow J.O., BrettSurman M.K. (Ed.), *The complete dinosaur*, Indiana Univ. Press. Bloomington and Indianapolis, 1997a, pp. 403–413.
- [96] Reid, Dinosaurian physiology: the case for “intermediate” dinosaurs in: Farlow J.O., BrettSurman M.K. (Ed.), *The complete dinosaur*, Indiana Univ. Press. Bloomington and Indianapolis, 1997, pp. 449–473.
- [97] Rensberger J.M., Carr V., Jacobson D., Morton J., Rende L., Bone histology of Archosaurs: indication of divergence in canalicular structure (Abstract), SVP 58th Annual Meeting, Snowbird, Utah, *J. Vert. Paleont.* 18 (3, suppl) (1998) 71A.
- [98] Ricqlès A. de, Quelques observations paléohistologiques sur le dinosaurien sauropode *Bothriospondylus*, *Ann. Univ. Madagascar* 6 (1968a) 157–209.
- [99] Ricqlès A. de, Recherches paléohistologiques sur les os longs des Tétrapodes, I Origine du tissu osseux plexiforme des Dinosauriens sauropodes, *Ann. Paléont. (vertebr.)* 54 (2) (1968b) 133–145.
- [100] Ricqlès A. de, L’histologie osseuse envisagée comme indicateur de la physiologie thermique chez les tétrapodes fossiles, *C. R. Acad. Sci Paris D* 268 (1969) 782–785.
- [101] Ricqlès A. de, Vers une histoire de la physiologie thermique I : Les données histologiques et leur interprétation fonctionnelle, *C. R. Acad. Sci. Paris D* 275 (1972a) 1745–1749.
- [102] Ricqlès A. de, Vers une histoire de la physiologie thermique II : l’apparition de l’endothermie et le concept de reptile, *C. R. Acad. Sci. Paris D* 275 (1972b) 1875–1878.
- [103] Ricqlès A. de, Evolution of endothermy: histological evidence *Evol. Theory* 1 (1974) 51–80.
- [104] Ricqlès A. de, Recherches paléohistologiques sur les os longs des Tétrapodes. VII Sur la classification, la signification fonctionnelle et l’histoire des tissus osseux des tétrapodes. Première partie : structures. *Ann. Paléont. (vertébrés)* 61 (1975) 51–129.
- [105] Ricqlès A. de, On bone histology of fossil and living reptiles, with comments on its functional and evolutionary significance, in: Cox B., A d’A Bellairs (Ed.), *Morphology and Biology of Reptiles Linn Soc. Lond. Symp.* 3. Academic Press, London, 1976, pp. 123–150.
- [106] Ricqlès A. de, Recherches paléohistologiques sur les os longs des Tétrapodes, VII Sur la classification, la signification fonctionnelle et l’histoire des tissus osseux des tétrapodes, troisième partie : évolution, *Ann. Paléont. (vertébrés)* 64 (1) (1978) 85–111, 64 (2) (1978) 153–184.
- [107] Ricqlès A. de, Quelques remarques sur l’histoire évolutive des tissus squelettiques chez les vertébrés et plus particulièrement chez les tétrapodes, *L’Ann. biol.* 18 (1–2) (1979) 1–35.

- [108] Ricqlès A. de, Tissue structure of dinosaur bone. Functional significance and possible relation to Dinosaur Physiology. in: Thomas R.D.K., Olson E.C. (Eds), A cold look at the Warmblooded Dinosaurs, AAAS Symposium 28. Westview Press, Boulder Co, 1980, pp. 103–139.
- [109] Ricqlès A. de, Archaeopteryx : un fossile énigmatique. *La Recherche* 164 (1985) 394–397.
- [110] Ricqlès A. de, Paleoherpetology now: a point of view, in *Herpetology: current research on the Biology of Amphibians and Reptiles Proceed*, in: Adler K. (Ed.), first World Herp. Congress, SSAR Oxford, Ohio, 1992, pp. 97–120 .
- [111] Ricqlès A. de, Some remarks on Paleohistology from a comparative evolutionary point of view in *Histology of ancient human bones Methods and Diagnosis*, in: Garland A.N., Grupe G. (Ed.), Springer Verlag , 1993, pp. 37–77.
- [112] Ricqlès A. de, Meunier F.J., Castanet J., FrancillonVieillot H., in: B.K. Hall (Ed.), *Comparative microstructure of bone, Bone*, vol. 3, Bone matrix and bone specific products. CRC Press, Boca Raton Fl. 1991, pp. 178.
- [113] Ricqlès A. de, Padian K., Horner J.R., The bone histology of basal birds in phylogenetic and ontogenetic perspectives. in: Gauthier J. (ed.), *New perspectives on the origin and early evolution of birds (John Ostrom Feischrift Volume)*, New Haven, 1999 (sous presse) .
- [114] Ruben J.A., Reptilian physiology and the flight capacity of Archaeopteryx, *Evolution* 45 (1991) 1–17.
- [115] Sloan Ch., Des plumes pour *T. rex* ? *National Geographic Magazine* (1.2) 2 (1999) 110–119 (Edit. fr.).
- [116] Smith J.W., Collagen fibre patterns in mammalian bone, *J. Anat.* 94 (1960) 329–343.
- [117] Van Soest R.W.M., van Utrecht W.L., The layered structure of bones of birds as a possible indication of age, *Bijdr. tot de Dierkde.* 41 (1971) 61–66.
- [118] Thomas R.D.K., Olson E.C. (Ed.), A cold look at the Warmblooded Dinosaurs. AAAS Symposium 28, Westview Press, Boulder Co, 1980, 514 p.
- [119] Thulborn R., Birds as neotenuous dinosaurs. *Records New Zeland Geol. survey* 9 (1985) 90–92.
- [120] Varricchio D.J., Bone microstructure of the Upper Cretaceous theropod dinosaur *Troodon formosus*, *J. Vert. Pal.* 13 (1) (1993) 49–86.
- [121] Wang X., Wang Y., Wang Y., Xu X., Tang Z., Zhang F., Hu Y., Gu G., Hao Z., Stratigraphic sequence and vertebratebearing beds of the lower part of the Yixian Formation in Sihetun and neighboring area, Western Liaoning, China. *Vert. Pal As* 36 (2) (1998) 96–101.
- [122] Witmer L.M., Perspectives on avian Origins, in: Schultze H.P., Trueb L. (Ed.), *Origins of the higher groups of Tetrapods, controversy and consensus*, Comstock Publ. Ass./Cornell Univ. Press. Ithaca NY, 1991, pp. 427–466.
- [123] Witmer L.M., The Extant phylogenetic bracket and the importance of reconstructing soft tissues in fossils, in: Thomasson J.J. (Ed.), *Functional morphology in vertebrate paleontology*, Cambridge Univ. Press, 1995, pp. 19–33.
- [124] Xu X., Tang ZL., Wang X.L., A therizinosauroid dinosaur with integumentary structures from China, *Nature* 339 (1999) 350–354.
- [125] Xu X., Wang X.L., Wu X.C., A dromaeosaurid dinosaur with a filamentous integument from the Yixian Formation of China, *Nature* 401 (1999) 262–266.

- [126] Zavattari E., Cellini I., La minuta architettura delle ossa degli uccelli e il suo valore nella sistematica dei grandi gruppi, *Monit. Zool. Ital.* 64 (1956) 189–200.
- [127] Zhang F., Hou L., Ouyang I., Osteological microstructure of *Confuciusornis*: preliminary report *Vert. Pal As* 36 (2) (1988) 130–135.
- [128] Zhou Z., Hou L., *Confuciusornis* and the early evolution of birds. *Vert. Pal As* 36 (2) (1988) 136–146.